THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

Nicole BONAVENTURE

Première Thèse :

Etude des sensibilités visuelles spectrale et chromatique, chez le Spermophile, le Chat, la Souris

Deuxième Thèse :

Propositions données par la Faculté

Soutenues devant la Commission d'examen.

M. F. STUTINSKY ..... *Président*

M^me^ ALBE-FESSARD ..... } *Examinateurs*

M. R. CHAUVIN ..... }

STRASBOURG

22 Janvier 1965

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

Nicole BONAVENTURE

Première Thèse :

Etude des sensibilités visuelles spectrale et chromatique, chez le Spermophile, le Chat, la Souris

Deuxième Thèse :

Propositions données par la Faculté

Soutenues devant la Commission d'examen

M. F. STUTINSKY ..... *Président*

M^me^ ALBE-FESSARD ..... } *Examinateurs*

M. R. CHAUVIN ..... }

STRASBOURG

22 Janvier 1965

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

Doyen: Professeur G. MILLOT.

Doyens Honoraires: A. DANJON, A. KIRRMANN, P. LACROUTE, H.J. MARESQUELLE, J.H. VIVIEN.

Professeurs Honoraires: P. de BEAUCHAMP L. BOISSELET, L. BOUNOURE, H. CARTAN, G. CERF, Cl. CHABAUTY, A. CHRETIEN, A. DANJON, J. DENY, Ch. EHRESMANN, M. FRECHET, H. GAULT, A. HEE, R. HOCART, A. KIRRMANN, G. LEMEE, P. L'HERITIER, A. LICHNEROWICZ, L. NEEL, H. OLLIVIER, Ch. SADRON, E. TERROINE, Y. THIRY, H. VILLAT, H. WEISS, Et. WOLFF, J. YVON.

Maître de Conférences Honoraire: R. WEILL.

Professeurs:

G. HUGEL	T.	Chimie du Pétrole
H.J. MARESQUELLE	T.	Biologie végétale
A. ROUSSEL	T.	Calcul différentiel et intégral et théorie des fontions
H. FORESTIER	T.	Chimie générale
J. ROTHE	T.	Physique du Globe
P. LACROUTE	T.	Astronomie
J.H. VIVIEN	T.	Zoologie et embryologie expérimentale
A. MAILLARD	T.	Physicochimie du pétrole
S. GORODETZKY	T.	Physique générale et Physique nucléaire
L. SACKMANN	T.T.P.	Mécanique des Fluides
J. BYE	T.	Chimie minérale et Chimie physique
R. LOMBARD	T.	Chimie organique
Mlle M. PEREY	T.	Chimie nucléaire
S. GOLDSTAUB	T.	Minéralogie et Pétrographie
P. JOLY	T.	Biologie générale
H. BENOIT	T.	Physicochimie macromoléculaire
P. CUER	T.	Physique générale et Physique corpusculaire
G. MILLOT	T.	Géologie et Paléontologie
R. LECOLAZET	T.T.P.	Physique du Globe
H. SAUCIER	T.T.P.	Minéralogie
R. ROHMER	T.	Chimie minérale
Mlle A. GAGNIEU	T.T.P.	Botanique
S. NIKITINE	T.	Physique générale
F. STUTINSKY	T.	Physiologie générale
B. WURTZ	T.T.P.	Chimie biologique
J. BRENET	T.	Electrochimie
G. OURISSON	T.T.P.	Chimie
Cl. LEVI	T.T.P.	Biologie générale
A. COCHE	T.T.P.	Physique nucléaire
R. CERF	T.	Physique générale
J. FRENKEL	T.T.P.	Mathématiques
P. TAGLANG	T.	Physique
J.P. LONCHAMP	T.T.P.	Physique
J. BOSCHER	P.S.C.	Mécanique des Fluides
A. DELUZARCHE	T.T.P.	Chimie
J.B. DONNET	T.T.P.	Chimie physique
R. ARMBRUSTER	T.T.P.	Physique
A. ROCHE	T.T.P.	Physique du Globe
L. HIRTH	T.	Microbiologie
J. YOCCOZ	T.	Physique théorique

A. SIGOT	P.S.C.	Zoologie
J. COGNE	T.T.P.	Géologie
A. FUCHS	T.	Mécanique rationelle
A. GALLMANN	P.S.C.	Physique
P. MIAHLE	T.T.P.	Physiologie animale
J.P. EBEL	T.	Chimie biologique
J. PARROD	T.T.P.	Chimie
R. WEY	T.T.P.	Chimie
Mme D. CAGNIANT	T.T.P.	Physique
M. DAUNE	P.S.C.	Physique
J.P. ADLOFF	P.S.C.	Chimie nucléaire
D. BERNARD	T.T.P.	Méthodes mathématiques de la Physique
G. LAPRAZ	P.S.C.	Botanique
M. ZISMAN	T.T.P.	Mathématiques
E. DANIEL	P.S.C.	Physique
P. CHEVALLIER	P.S.C.	Physique
J. GREMILLARD	T.T.P.	Mathématiques
P. CARTIER	T.	Mathématiques M.P.C.
G. REEB	T.	Topologie
F. NORGUET	T.	Analyse supérieure
R. CHAUVIN	T.	Psychophysiologie
J. WUCHER	P.S.C.	Physique
Mme M. BRINI	P.S.C.	Chimie
G. PERNY	P.S.C.	Physique
R. BARO	P.S.C.	Physique
R. DURANTON	P.S.C.	Botanique
R. WEISS	P.S.C.	Chimie
P. FEDERLIN	T.T.P.	Chimie

Professeurs associés :

W. FARRAUD	Géologie
D. PATTERSON	Physicochimie macromoléculaire

Maîtres de Conférences :

H. DANAN	Physique
J. LERAY	Physique
J.P. SCHWING	Chimie
M. SIESKIND	Physique
G. MONSONEGO	Physique mathématique
P. GABRIEL	Mathématiques
A. CLAUSS	Chimie
Mme Chr. WINTER	Physique
P.A. MEYER	Mathématiques
G. WEILL	Physique
J.P. EBERHART	Minéralogie
R. OMNES	Physique théorique
Mme D. GAGNIANT	Chimie
E. FOLLENIUS	Zoologie
J. LUCAS	Géologie
X. FERNIQUE	Mathématiques
J. STREITH	Chimie
J. WEIL	Chimie biologique
M. DEMAZURE	Mathématiques

Maître de Conférences associé :

V. AVANISSIAN	Mathématiques

Secrétaire : G. SAINT-PE.

AVANT-PROPOS

Avant d'exposer les résultats de ce travail ce m'est un agréable devoir que de remercier ceux qui de près ou de loin ont été associés à sa réalisation.

Je manquerais au devoir de gratitude le plus élémentaire si j'oubliais de rendre hommage ici à la mémoire de mon très regretté maître, le Professeur G. VIAUD que la mort a en effet prématurément enlevé à ses élèves. C'est lui qui a été l'inspirateur de ma thèse et qui a mis de ses soins à ma formation scientifique.

Je suis très reconnaissante à Madame FESSARD, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, de bien vouloir faire partie du Jury de cette thèse et à Monsieur FESSARD, Professeur au Collège de France qui a été mon parrain au C.N.R.S.

Monsieur le Professeur F. STUTINSKY, de la Faculté des Sciences de Strasbourg, a bien voulu devenir mon directeur de recherches et m'aider de ses conseils dans une période où la mort de Monsieur VIAUD privait le laboratoire de Psychophysiologie d'un appui essentiel. Je l'en remercie bien vivement.

Je remercie tout spécialement Monsieur le Professeur R. CHAUVIN d'avoir accepté la direction de mes recherches lorsqu'il a pris en charge le laboratoire de Psychophysiologie. Il m'a permis de terminer ce travail dans les meilleures conditions.

Je remercie également Monsieur GALIFRET, sous-Directeur au Laboratoire de Physiologie nerveuse du Collège de France. Sa rare compétence en matière de Physiologie sensorielle m'a permis de mener à bien une discussion sur des points particulièrement délicats de vision chez le Chat. Il n'a pas été ménager avec moi ni de son temps, ni de ses conseils ; je lui en suis particulièrement reconnaissante.

Je suis heureuse de pouvoir ici exprimer ma gratitude à mon ami, le Professeur J. MEDIONI de la Faculté des Sciences de Toulouse, dont les encouragements, les conseils et les critiques désintéressées autant que pertinentes m'ont facilité ce travail.

Que Monsieur le Professeur P. KARLI de la Faculté de Médecine de Strasbourg, trouve ici l'expression de ma reconnaissance, pour l'aide technique qu'il m'a procurée dans son laboratoire, mais surtout pour sa précieuse collaboration dans l'étude de la vision des Souris à rétine privée de photorécepteurs ; je le remercie de ses conseils amicaux et avisés.

Je remercie également, Monsieur le Professeur Ch. KAYSER de la Faculté de Médecine de Strasbourg, d'avoir bien voulu me prêter des Spermophiles.

Toute ma reconnaissance va à Monsieur PETER qui, tous les jours, pendant quatre ans, a participé aux expériences de conditionnement du Chat. J'ai particulièrement apprécié ses compétences techniques et son dévouement. Mes remerciements vont également à Madame HEINIS qui a assuré la mise au point du texte dactylographié. Je n'oublie pas non plus les collègues et amis du Laboratoire de Psychophysiologie dont la sympathie n'a pas cessé de m'entourer pendant ces dernières années.

INTRODUCTION GENERALE

En quatre ans viennent de se tenir trois colloques internationaux, traitant des problèmes de la Vision des couleurs chez l'Homme et chez les Animaux. C'est dire tout l'intérêt soulevé par cette question depuis ces dernières années.

Cependant, malgré l'ampleur des recherches, et la diversité des méthodes d'investigation mises en œuvre, les résultats restent souvent encore contradictoires, et de ce fait bien décevants. Cela tient essentiellement à la complexité des problèmes, mais parfois aussi à des erreurs méthodologiques, dans la façon de les aborder.

Nous avons classé en deux catégories les méthodes utilisées dans l'étude de la vision des couleurs chez les animaux; dans l'une nous avons réuni celles qui donnent des preuves directes prouvant l'existence d'un sens chromatique, dans l'autre, nous avons groupé celles qui apportent des preuves indirectes par analogie avec les données humaines.

I. — APPROCHE INDIRECTE.

C'est chez l'Homme que la vision des couleurs et son fonctionnement sont le mieux connus, bien que leur déterminisme fondamental nous soit encore caché.

Il est vrai qu'il n'a jamais été question d'établir expérimentalement l'existence de cette vision chromatique qui est atteinte avant tout par l'expérience subjective.

Cependant, après avoir reconnu ses modalités et ses déficiences grâce à une étude relativement aisée, à partir de consignes strictes, il fallait en rechercher les mécanismes physiologiques.

Les méthodes histologiques, électrophysiologiques, chimiques comme les études des anomalies congénitales de la vision des couleurs, ont permis de les comprendre partiellement, et d'établir en outre des théories plus générales sur le déterminisme de la sensibilité chromatique dans tout le règne animal.

Chez les animaux, le problème est plus délicat; il s'agit d'abord de mettre en évidence la vision des couleurs dans une espèce donnée. On pourra alors utiliser ces animaux pour examiner les mécanismes de la vision chromatique grâce à des méthodes expérimentales plus facilement applicables que chez l'homme.

Mais ces deux problèmes ont été souvent intimement mêlés et parfois confondus.

Beaucoup d'auteurs ont étudié les mécanismes responsables de la vision chromatique dans une espèce donnée, tout en ignorant si les animaux utilisés étaient doués d'une bonne vision des couleurs. Dans leur étude, ils sous-entendaient cette qualité alors qu'elle pouvait très bien faire défaut.

Le cas le plus typique est certainement celui du Chat : c'est surtout à partir d'études conduites sur cet animal, que GRANIT a établi sa théorie physiologique de la vision des couleurs. Pourtant les quelques travaux qui, dès cette époque avaient tenté de montrer une sensibilité chromatique chez le Chat, avaient tous échoué.

GRANIT a montré que le Chat, tout comme l'Homme possède sept modulateurs rétiniens, qui selon lui, sont les éléments responsables de la vision chromatique. Mais cette analogie n'est pas suffisante pour prouver l'existence de la vision des couleurs.

A la suite de GRANIT, beaucoup d'auteurs, comme LENNOX, ont utilisé le Chat pour étudier certains aspects du déterminisme de la vision des couleurs.

Comme le montre BAUMGARDT dans Actualités Neurophysiologiques, beaucoup d'erreurs auraient été évitées, un grand nombre de travaux n'auraient pas été entrepris si l'ordre logique de la recherche avait été respecté.

Sans doute, dit BAUMGARDT, il y a gros à parier que GRANIT n'aurait pas choisi le Chat pour établir ses théories s'il avait su qu'il constituait un matériel biologique parfaitement impropre à cette étude !

Beaucoup de travaux ont conclu à la présence ou à l'absence d'une vision des couleurs chez des espèces animales, après en avoir fait une étude histologique, chimique ou électrophysiologique de telle partie de leur appareil visuel, et comparé les résultats à ceux acquis sur l'homme normal ou achromatopsique. Si ces analogies paraissent suffisamment étroites, on conclut à l'existence d'un sens chromatique chez les animaux étudiés.

Cette approche indirecte est basée essentiellement sur la dualité rétinienne morphophysiologique universellement admise aujourd'hui.

Les cônes constituent les récepteurs diurnes et assurent la discrimination des couleurs, tandis que les bâtonnets ne fonctionnent qu'en lumière peu intense sans donner de sensations colorées ; c'est le cas chez l'homme.

Divers arguments militent en faveur de la dualité des cônes et des bâtonnets :

a) On constate de grandes différences histologiques dans les rétines des Vertébrés ; certaines ne contiennent que des cônes et sont sensibles au chroma, comme celles des Reptiles par exemple ; d'autres ne possèdent que des bâtonnets, et sont aveugles aux couleurs, comme celle du Crapaud.

Le cas des rétines mixtes est plus délicat ; le pourcentage des cônes intervient très certainement ; le Singe catarrhinien dont la rétine présente une morphologie très voisine de celle de l'Homme, possède une bonne vision des couleurs. Mais que peut-on conclure sur la vision chromatique du Hérisson ou du Chien, dont les rétines mixtes ne comportent que quelques cônes ?

b) La vision des couleurs est généralement liée au mode de vie, les animaux diurnes possèdent une bonne vision chromatique (Oiseaux de jour), tandis que les animaux nocturnes sont considérés comme achromatopsiques, Hiboux ou Chauves-souris.

Max SCHULZE en 1866, avait montré que la rétine des Vertébrés diurnes contient une proportion élevée souvent même exclusive de cônes, tandis que celle des Vertébrés nocturnes est souvent uniquement composée de bâtonnets.

Mais comme le dit Y. LE GRAND, il y a des exceptions à cette « belle harmonie de la Nature » : certains Poissons à cônes vivent dans des cavernes, tandis que les Ruminants riches en bâtonnets ont une activité nocturne réduite.

Si la dualité rétinienne est très valable pour des cas tranchés, il existe aussi des intermédiaires douteux, des cas limites pour lesquels cette approche n'est pas suffisante ; c'est le cas du Spermophile par exemple, dont nous étudierons plus loin la vision chromatique.

Le Spermophile est un animal diurne, dont la rétine ne comporte qu'une sorte de photorécepteurs ; histologistes et électrophysiologistes ne sont pas d'accord sur leur nature ; constituent-ils des cônes vrais, ou des bâtonnets transformés ? Dans ce cas possèdent-ils aussi une certaine sensibilité au chroma ?

De plus, si les conditions rétiniennes sont nécessaires pour assurer une bonne vision des couleurs, elles ne sont pas suffisantes, car toutes les conditions de la vision des couleurs ne sont pas réunies dans la rétine, ni même dans les différentes parties de l'appareil visuel, œil, rétine, voies, relais, projection corticale, mais dans l'ensemble fonctionnel nerveux de la perception visuelle. Comme le disait G. VIAUD au Symposium sur les mécanismes de la vision des couleurs en 1960 « l'on doit prendre en considération le fonctionnement de l'analyseur visuel tout entier pour reprendre un concept de PAVLOV ».

Ainsi actuellement, seules des méthodes comportementales basées sur des réactions perceptives de l'animal, peuvent nous mener à la certitude de la présence d'une vision des couleurs dans une espèce donnée. Les autres méthodes pourront nous faire découvrir alors les mécanismes responsables de cette perception chromatique ; mais l'établissement de la vision des couleurs ne pourra être démontrée avec certitude, que par des méthodes donnant des preuves expérimentales *directes* de sa réalité.

Il nous faut bien sûr nuancer notre position, car il n'est pas dit que l'on ne parvienne pas un jour à trouver des corrélations électrophysiologiques de la vision des couleurs à tous les niveaux de l'analyseur. Il ne semble pas que l'on y soit parvenu jusqu'à présent : la théorie de GRANIT sur l'existence des modulateurs rétiniens et corticaux responsables de la vision des couleurs en a été une tentative, mais ne paraît pas encore nettement établie, puisque l'on retrouve ce type de réponses chez des animaux achromatopsiques.

II. — APPROCHE DIRECTE.

Ce sont les méthodes psychophysiologiques, basées surtout sur les réactions perceptives de l'animal. Parmi elles, nous distinguons :

a) *LA METHODE DU CHOIX SPONTANE.*

Certains animaux reconnaissent instinctivement une certaine couleur qui est pour eux le signe d'un stimulus alimentaire, reproducteur ou parental. C'est par exemple le cas du Goëland argenté qui porte à l'extrêmité de la mandibule inférieure, une tache rouge ; les oisillons nouvellement éclos heurtent l'extrêmité du bec de leur mère pour lui demander de la nourriture. TINBERGEN a pu montrer que c'est la présence de la tache rouge au bout du bec qui régit le comportement du nouveau-né ; lorsque le bec est uniformément coloré, le petit n'arrive plus à solliciter de la nourriture. Si la tache est d'une autre couleur, le comportement des petits reste très perturbé.

C'est sur des réactions de ce type que l'on peut fonder les expériences de

choix spontané, celles de certains Papillons vis-à-vis de fleurs (Dora ILSE) de Pagures vis-à-vis de coquilles diversement colorées, etc...

b) *LA METHODE DE L'HOMOCHROMIE.*

Dans ce cas l'expérience doit prouver que la réaction est à point de départ oculaire, et qu'il ne s'agit point d'une réaction d'homoleucie, comme l'a bien montré H. PIERON. C'est le cas bien connu de la Grenouille qui modifie la couleur de son corps pour l'harmoniser à celle du fond.

c) *LA METHODE DES REACTIONS OPTOCINETIQUES.*

Un stimulus lumineux discontinu et mobile dans le champ visuel, de fréquence inférieure à la fréquence critique de fusionnement, produit chez l'animal étudié un nystagmus optocinétique. Dans l'étude de la vision chromatique, le stimulus est constitué par des raies de couleur présentées en alternance avec des raies grises dont on fait varier l'intensité. Si l'animal perçoit les couleurs en tant que telles, on observe toujours une réaction optomotrice, au contraire, s'il se repère seulement sur la brillance relative des deux signaux, les réactions optomotrices diminueront lorsque les luminances de la couleur et du gris lui paraîtront égales. Cette méthode est précieuse pour l'étude d'animaux difficiles à conditionner. Elle est cependant d'un maniement délicat car la réaction est plus facilement déclenchée pour des différences de luminosité, même très faibles que pour des variations chromatiques et cette méthode utilise généralement des papiers colorés qui ne permettent pas de faire des ajustements très fins des différentes luminances. Si elle a donné de bons résultats chez les animaux inférieurs (Von BUDDENBROCK (1933) chez les Arthropodes) et même chez la Grenouille (BIRUKOV, 1937), elle semble plus criticable quand il s'agit d'un mammifère ; le nystagmus optocinétique n'est pas toujours suffisamment contraignant, et pour se fonder sur la disparition de la réaction, il faut prendre de grandes précautions. TRINCKER et BERNDT (1957) l'ont appliquée au Cobaye, et ont montré que cet animal percevait le rouge, le jaune, le vert, le bleu en tant que couleurs ; mais ces résultats ont été infirmés par MILES, MEYER et RATOOSCH (1956), après des expériences de dressage.

d) *METHODE DE CONDITIONNEMENT ET DE DRESSAGE.*

On apprend à l'animal par exemple, à venir chercher sa nourriture dans une boîte à choix dont un compartiment est signalé par un stimulus coloré. Si l'animal distingue ce signal de tous les autres qui lui sont opposés, indépendamment de leur luminance, on peut conclure à une vision des couleurs. Cette méthode a été largement utilisée chez les Singes par GRETHER (1941), TRENDELENBOURG et SCHMIDT (1930) ; par GRZIMECK (1952) chez les Ongulés. Signalons aussi les belles expériences de Von FRISCH, de KÜHN, de DAUMER (1956) sur la vision chromatique de l'Abeille.

Dans la « Schreckdressur » on associe une secousse électrique à la présentation d'une couleur déterminée.

Mais dans ce domaine, on décèle également des résultats contradictoires ; cela tient à ce que certains auteurs n'ont pas suffisamment séparé le rôle de la brillance de celui de la qualité chromatique. Ils ont attribué une sensibilité à la couleur à des animaux, qui en fait ne répondaient qu'à des différences de luminance des signaux. Or ce principe de l'indépendance de la luminance et du

chroma est fondamental dans le cas de ces différentes méthodes. C'est pour cette raison que beaucoup de travaux anciens ne sont plus valables actuellement. Nous en verrons des exemples au cours de notre étude.

PLAN

Les considérations précédentes laissent entrevoir de quelle manière nous avons conduit nos recherches sur la sensibilité chromatique des mammifères, et le plan que nous adopterons pour en exposer les résultats.

Pour assurer plus de clarté au texte, nous avons choisi de relater les données relatives à chaque espèce étudiée dans des chapitres distincts.

Pour chaque animal considéré, l'étude de la visibilité spectrale constituera la première partie de notre travail. Elle a été menée à l'aide de méthodes comportementales de dressage; nous avons déterminé le seuil absolu de sensibilité visuelle chez tous les animaux étudiés. De plus, nous avons travaillé successivement dans un environnement scotopique et photopique, afin de vérifier l'existence d'un phénomène de Purkinje.

Dans une seconde partie, nous exposerons les données que nous avons obtenues sur la présence d'une éventuelle vision chromatique chez ces mêmes animaux, en nous basant sur la courbe de sensibilité spectrale que nous venons d'établir.

Lorsque les résultats acquis par dressage nous ont paru incomplets, et difficiles à interpréter, comme ce fut le cas pour le Chat, nous avons essayé de les préciser à l'aide des « méthodes indirectes » histologiques et électrophysiologiques.

Le choix des animaux d'expérience s'est effectué en fonction de deux facteurs importants : leur mode de vie et leur équipement photorécepteur.

Nous avons choisi le Spermophile, Sciuridé exclusivement diurne dont la rétine ne contient que des cônes; le Chat considéré comme un animal nocturne, et qui possèderait à la fois cônes et bâtonnets rétiniens, enfin la Souris, parfaitement nocturne, ne comportant qu'une sorte de photorécepteurs, des bâtonnets.

D'après la théorie de la dualité rétinienne, nous pouvons espérer déceler une bonne sensibilité chromatique chez le Spermophile, une absence totale de vision des couleurs chez la Souris. Pour le Chat, il nous est difficile d'émettre une hypothèse à priori, les données relatives à la vision de cet animal étant par trop contradictoires.

Seules les expériences de dressage pourront nous renseigner.

Mais avant, il nous faut donner une revue rapide des travaux les plus récents effectués sur ce sujet.

CHAPITRE I.

RECHERCHES SUR LA SENSIBILITE VISUELLE AUX LUMIERES SPECTRALES : DU SPERMOPHILE, DE LA SOURIS, DU CHAT.

ETAT DE LA QUESTION.

Pour la clarté de l'exposition, nous décrirons successivement les travaux relatifs à chacun des animaux étudiés. Dans chaque cas, nous distinguerons les données histologiques, électrophysiologiques, biochimiques, et comportementales.

A. — LE SPERMOPHILE (Citellus citellus).

Ce rongeur fait partie de cette famille des Sciuridés, si intéressante du point de vue de leur vision chromatique, car avec l'Ecureuil gris et la Marmotte, il forme le seul groupe de mammifères dont la rétine ne contient que des cônes (ROCHON DUVIGNEAUD 1943, TANSLEY 1955).

Le Spermophile est un animal de mœurs exclusivement diurnes aimant s'ébattre au soleil, et les observateurs, lui accordent une bonne acuité visuelle (BREHN, 1921).

Sa structure rétinienne a été étudiée par KARLI (1951), et VILTER (1954) en a confirmé les résultats :

La rétine du Spermophile est caractérisée par l'absence d'une fovea, mais possède une area centralis étendue. Elle ne contient que des cônes semblables à ceux que l'on trouve chez la Marmotte, l'Ecureuil gris et certains Reptiles diurnes ; les cellules visuelles, 200.000 environ, sont moins nombreuses que chez l'homme ; les noyaux formant la granuleuse interne sont au nombre de 340.000. Il n'y a donc pas de réduction numérique centripète de la granuleuse externe à la granuleuse interne, au contraire, on remarque plutôt une divergence entre cellules visuelles et cellules bipolaires. Le rapport $\frac{\text{cellules photoréceptrices}}{\text{cellules ganglionnaires}}$ est grossièrement égal à 2 au niveau de la proche périphérie, à 1 dans l'area (comme dans la fovea humaine). La bonne acuité visuelle du *Citellus* est précisément à mettre au compte de cette absence de convergence sur les ganglionnaires.

Du point de vue électrophysiologique, BORNSCHEIN (1954), le premier, a établi l'électrorétinogramme (ERG) du Spermophile ; il a montré qu'il constituait un ERG de cônes c'est-à-dire, qu'il présentait une onde *a* très marquée, une onde *b* relativement rapide, pas d'onde *c* et une importante onde d. Cet ERG n'est affecté, ni par l'adaptation à la lumière ou à l'obscurité, ni par la longueur d'onde du stimulus. Cependant BORNSCHEIN a montré qu'il ne pouvait être mis en évidence que par des intensités lumineuses fortes et que les éclairements faibles et moyens étaient inefficaces à le provoquer. Ces résultats ont été retrouvés sur l'Ecureuil gris et le Spermophile par ARDEN et TANSLEY (1955), sur l'Ecureuil de terre par CRESCITELLI (1961). Enfin, TANSLEY et coll. (1961) décrivent ce même type d'ERG chez sept espèces d'Ecureuils.

La courbe de sensibilité spectrale établie d'après les données électrorétinographiques présenterait deux maxima ; l'un à 535, l'autre vers 490 mμ, deux mécanismes différents et même antagonistes en seraient responsables. Dans certaines espèces étudiées, pourrait exister un troisième mécanisme, dont le maximum se situerait entre 450 et 460 mμ.

BORNSCHEIN et SZEGVARI (1958), puis DODT (1962), en utilisant des stimulations lumineuses intermittentes, ont démontré que l'ERG produit par la rétine du Spermophile, était une réponse photopique pure à l'inverse de celles du Cobaye et de l'Ecureuil vulgaire. Chez ce dernier en effet, l'ERG subit un changement complet en passant de l'environnement photopique à l'environnement scotopique. Le seuil absolu de vision est 100 fois plus élevé chez le Spermophile que chez l'Ecureuil vulgaire.

On ne possède pas non plus de preuve de l'existence d'un phénomène de Purkinje chez *Citellus,* tandis que chez *Sciurus vulgaris* on observe un décalage du maxima de la courbe de visibilité spectrale de 500 à 530 mμ quand on passe de la vision scotopique à la vision photopique.

Enfin, l'adaptation à l'obscurité du Spermophile ne comporte qu'un seul et même processus, tandis que chez le Cobaye, ou l'Ecureuil vulgaire, l'Homme ou le Chat, il en existe deux phases. La présence d'une cassure dans les phénomènes d'adaptation à l'obscurité serait la preuve de l'adaptation successive des cônes et des bâtonnets ; chez le Spermophile cette cassure n'existe pas car il ne possède qu'un seul type de photorécepteurs.

Certains auteurs ont cherché à découvrir les pigments visuels responsables de la courbe de sensibilité spectrale : WEALE en 1955, par la méthode de la réflexion densimétrique dans l'œil vivant, décèle un pigment caractérisé par une bande d'absorption dont l'extinction maximum se situe à 530 - 540 mμ. Par des extractions à la digitonine, DARTNALL (1960) met en évidence un pigment dont le maximum d'absorption est à 502 mμ.

On est donc placé devant le paradoxe suivant : la sensibilité mesurée par l'ERG ne correspond pas au spectre d'absorption du pigment extrait ; DARNALL émet cependant une hypothèse ingénieuse pour concilier ces différents résultats.

Mais dans un travail récent, ARDEN et SILVER (1961, 1962) faisant appel à des méthodes de dressage, trouvent que la courbe de sensibilité spectrale coïncide parfaitement avec la courbe du pigment extrait de la rétine de l'Ecureuil gris (maximum à 500 mμ). Pour ces auteurs le seuil absolu de vision de l'œil de ces animaux complètement adaptés à l'obscurité serait voisin de celui de l'homme !

Ces données sont tout à fait en contradiction avec la théorie classique quant aux propriétés généralement prêtées aux cônes et avec les travaux d'électrophysiologie cités antérieurement. Les cellules photoréceptrices sont-elles des cônes

véritables ou des bâtonnets transformés comme l'ont suggéré FRANÇOIS et VERRIEST ?

Du point de vue comportemental, il existe très peu de travaux ; nous venons de signaler ceux de ARDEN et SILVER (1962) sur la recherche du seuil absolu de vision de l'Ecureuil gris.

En ce qui concerne la vision des couleurs, citons l'étude de KOLOSVARY (1934), basée sur le choix des matériaux lors de la nidification ; l'auteur dépose de petites bandes de papier coloré dans les cages des animaux ; les Spermophiles entraînent surtout les bandes bleues dans leur nid, très rarement les rouges. Selon KOLOSVARY, les Spermophiles discrimineraient 4 sortes de papier de couleurs différentes : blanc, noir, bleu, et rouge. Mais est-ce sur la base de la qualité chromatique que les animaux effectuent leurs choix, ou bien est-ce sur la luminance des différents papiers ? Les résultats de KOLOSVARY ne permettent pas de répondre à cette question. REJMOV, en 1957, a étudié la vision chromatique du Spermophile dans les conditions naturelles d'existence de cet animal, dans les terres vierges de la région de Stalingrad. Cette étude reste très peu précise quant à la longueur d'onde et la luminance des signaux utilisés ; l'auteur conclut néanmoins que le Spermophile *Citellus pygmaeus* Pall) serait doué d'une certaine sensibilité chromatique.

Sur les Sciuridés, le Spermophile en particulier, les données sont donc extrêmement contradictoires : du point de vue morphologique, on admet bien l'unicité des photorécepteurs, mais s'agit-il de cônes ou de bâtonnets transformés ? La forme de l'ERG, le seuil élevé de vision, l'absence de cassure dans la courbe d'adaptation nocturne, nous font admettre la présence de cônes rétiniens. Mais la valeur liminaire très basse obtenue par dressage, la nature du pigment extrait, la forme des courbes de sensibilité spectrale permettent de considérer les photorécepteurs comme des bâtonnets. Enfin, les expériences comportementales basées sur le choix spontané de l'animal, nous interdisent de donner une réponse définitive sur la présence d'une vision chromatique chez ces animaux.

B. — LA SOURIS.

La Souris est un animal typiquement nocturne. Tous les auteurs qui ont enregistré son activité sont d'accord à ce sujet. Citons par exemple les travaux de CHAUVIN, utilisant un actographe circulaire.

Du point de vue de la morphologie rétinienne, les positions sont plus contradictoires, notamment en ce qui concerne la nature des photorécepteurs.

Selon les auteurs anciens, WAUGHT (1910), DETWILER (1922) et HOPKINS (1927), la rétine de la Souris ne contiendrait que des bâtonnets. Par contre, MENNER (1930) et KARLI (1953) y observent quelques cônes. Ceux-ci sont très peu nombreux, encore plus rares que dans la rétine périphérique humaine, où on n'en compte cependant que 3 pour 1.000 bâtonnets.

Leur rôle, dans la vision de la Souris, est certainement très improbable, d'autant que l'on observe une très forte concentration des photorécepteurs sur les cellules nerveuses sous-jacentes.

Comme dans toutes les rétines nocturnes, et à l'inverse de ce que l'on observe chez le Spermophile, la couche des grains externes (constituée par les

noyaux des cellules visuelles) est très épaisse. Par contre, celle des cellules bipolaires est beaucoup plus réduite, ainsi que celle des ganglionnaires.

Cette concentration des cellules visuelles sur les bipolaires, puis sur les ganglionnaires, permet d'expliquer la faible acuité visuelle de la Souris, elle laisse également prévoir un seuil d'excitation visuelle très bas.

Du point de vue électrophysiologique, il existe relativement peu de travaux. TANSLEY a décrit un ERG de type E avec de belles ondes *b* et *c*, sans ondes *a* ni *d*.

D'après la théorie de la dualité rétinienne, on peut prévoir une achromatopsie totale de la Souris. Les travaux qui existent sur ce sujet ne sont pas aussi catégoriques. Sans remonter aux premiers travaux de YERKES (1907) et WATSON (1913) dont les conclusions sont incertaines, citons l'étude de HOPKINS (1927). Cet auteur a entrepris des expériences de dressage sur 4 Souris, à l'aide de papiers de HERING, puis de lumières monochromatiques. Selon lui, trois animaux sont certainement aveugles aux couleurs, mais le quatrième pourrait être sensible aux grandes longueurs d'onde et serait capable de discriminer le rouge de différentes plages grises.

Utilisant la méthode du nystagmus optocinétique, TRINCKER et BERNDT (1957) n'ont pas pu mettre en évidence de vision chromatique chez la Souris blanche. Chez la Souris grise, par contre, ils auraient obtenu la distinction du rouge et du jaune, mais ne le certifient pas. Selon ces auteurs, les résultats négatifs sont à mettre au compte du manque de tranquilité des animaux dans l'appareil expérimental, car dans les mêmes conditions, le Cobaye, plus calme, a su discerner le rouge, le jaune, le vert et le bleu de toute une gamme de gris, même de ceux qui ont pour eux la même luminosité que les couleurs testées.

SÄLZLE (1936) utilise la méthode du conditionnement discriminatif. D'après lui, la Souris de la Forêt *Apodemus sylvestris* serait achromate, mais *Clethrionomys glareolus* (Souris rouge) ferait la différence entre le jaune et le rouge, entre le vert et le rouge, mais serait incapable de discerner le vert du bleu.

La vision chromatique de la Souris est donc très mal connue; bien des domaines n'en n'ont pas été explorés, particulièrement l'étude photochimique reste à faire ; la physiologie de l'appareil visuel est incomplète et les données sur l'éventuelle présence d'une vision chromatique reste à préciser.

C. — LE CHAT.

Selon ROCHON DUVIGNEAUD (1943), le Chat se guiderait essentiellement d'après son ouïe pour localiser les bruits et apprécier les distances. Depuis les travaux de NEFF et DIAMOND (1958) on sait que son seuil de latéralisation auditive est de 5° ; elle est de 3° chez l'homme ; sa latéralisation est donc fort bonne. Mais quant à la perception des distances, il semble probable que, se fondant sur des discriminations d'intensité, elle reste très grossière. Son odorat est très inférieur à celui du Chien ; il utilise surtout ses vibrisses, organe tactile très fin ; et il est très difficile de préciser ce qu'il demande à sa vue.

Le Chat sauvage est considéré comme un animal nocturne, mais on ne connaît pas le rôle de la domestication sur son rythme nycthéméral.

1. — HISTOLOGIE

De nombreux auteurs ont observé des bâtonnets et des cônes dans la rétine du Chat, et en ont étudié la distribution. D'après Max SCHULZE (1866) le rapport des bâtonnets aux cônes serait de 2 à 3 fois plus élevé que chez l'homme. CHIEVITZ (1889) décrit le premier une area centralis, où la concentration des cônes serait plus grande qu'ailleurs. ABELSDORFF (1905) et KOLLMER (1936), confirment ce résultat. Mais ZÜRN (1902) ainsi que CAJAL (1955) ne la retrouvent pas. La rétine du Chat serait semblable à la rétine périphérique humaine pour GRANIT (1943), WILLMER (1955), INGVAR (1960). Aucun auteur cité ne donne de photos, ni même de schéma, à l'appui de sa thèse. En 1942, GRANIT décrit deux sortes de bâtonnets chez le Chat et chez le Cobaye, des bâtonnets typiques et d'autres « semblables à des cônes » en sus des cônes véritables. Cette distinction a été retrouvée chez le Cobaye, au microscope électronique (J. SJÖSTRAND, 1953). Mais aucune précision n'a été donnée pour le Chat.

En 1942, BRUESCH et AREY (1942), BISCHOP en 1953, dénombrent moins de 120.000 fibres nerveuses dans le nerf optique du Chat (le Macaque en a 10 fois plus). Ce nombre correspond à celui des cellules ganglionnaires. On peut donc supposer une forte convergence des récepteurs sur les cellules ganglionnaires, à l'inverse de ce qui a été décrit chez le Spermophile. Cette convergence des récepteurs cônes et bâtonnets sur les mêmes ganglionnaires a été démontrée en 1957 par BARLOW, FITZHUGH et KUFFLER. Ces auteurs ont indiqué que tous les éléments ganglionnaires qu'ils ont isolés, présentaient un effet Purkinje, preuve que cônes et bâtonnets convergent bien sur les mêmes cellules nerveuses.

Le corps genouillé du Chat a été très étudié : on compte 3 couches cellulaires laminaires, tandis que chez l'homme et les Primates, il y en a 6. Nous ne parlerons pas des théories de LE GROS CLARK qui ont été définitivement abandonnées. GLEES (1941) et BISHOP et CLARE (1955) ont montré que chaque cellule du C.G.L. est en rapport avec 40 fibres nerveuses en moyenne, et que chaque fibre afférente a un contact synaptique avec 10 corps cellulaires du C.G.L. Cette nouvelle concentration, la première se faisant au niveau des ganglionnaires, peut être considérée comme une expression de la domination fonctionnelle des bâtonnets, et accentue encore le caractère nocturne de l'analyseur visuel du Chat. HENSCHEN en 1925 et SOLNITZKY et HARMANN en 1946, ont trouvé des similitudes entre la structure du C.G.L. du Chat et celui des Primates nocturnes, chez qui les bâtonnets prédominent dans la rétine.

EN ce qui concerne le cortex visuel, HENSCHEN (1931) a montré chez les Primates diurnes et nocturnes, que l'aire striée présentait une organisation fonctionnelle définie, strictement en rapport avec l'anatomie de la rétine. Les Primates nocturnes possèdent une granuleuse interne corticale riche en « Lichtzellen » ou très grosses cellules ; la granuleuse interne du cortex visuel des Primates diurnes dont la rétine comporte à la fois cônes et bâtonnets, présente à la fois des « Lichtzellen », mais aussi des « Farbenzellen », petites cellules qui seraient concentrées dans le champ cortical maculaire. Ces recherches ont été confirmées par WALLS en 1953. L'histologie de l'aire striée du Chat présente des différences importantes avec celle des Primates diurnes : la granuleuse interne est pauvre en petites cellules ; cependant RAMON Y CAJAL en 1923, et O'LEARY en 1941, démontrent que l'aire striée du Chat a une organisation basée sur le principe de HENSCHEN et qu'elle présente une dualité cellulaire corticale : la zône de projection centrale contiendrait davantage de petites cellules que l'aire visuelle périphérique pourvue surtout de grandes cellules.

En dehors du C.G.L. qui a été très étudié, il n'est pas outré de dire que l'histologie de l'appareil visuel du Chat est encore mal connue, malgré le nombre important de travaux dont elle a fait l'objet. Sa rétine contient sans doute des cônes, mais les bâtonnets prédominent. La présence d'une aera centralis est fort controversée ; on observe une convergence importante des photorécepteurs sur les ganglionnaires, et cette concentration se retrouve au niveau des synapses du C.G.L. La dualité cellulaire est encore apparente au niveau de l'aire striée, mais elle n'est pas très nette. Ces caractères nous amènent à la conclusion que le système visuel du Chat semble surtout adapté à la vision nocturne. La présence d'un tapetum lucidum, et d'une pupille à fente confirment encore cette disposition.

2. — ELECTROPHYSIOLOGIE.

Du point de vue physiologique, la question est également fort complexe, encore mal connue, bien que beaucoup de travaux récents aient déjà résolu de nombreux problèmes.

a) *Rôle du cristallin et du tapis.*

DODT et WALTHER (1958), WEALE (1954) ont montré que l'on observait une augmentation de l'absorption du cristallin dans l'ultra-violet, mais que cette absorption était négligeable pour des longueurs d'onde supérieures à 430 mμ. Nous n'en tiendrons donc pas compte dans l'élaboration des courbes de sensibilité spectrale. D'après WEALE, le tapis n'aurait pas non plus d'influence sur la forme des courbes de sensibilité spectrale photopique et scotopique. Cependant DODT et WALTHER ont montré que le seuil d'excitation est 3 à 5 fois plus élevé dans des zones de la rétine dépourvues de tapetum que dans les autres régions.

b) *Au niveau de la rétine.*

C'est GRANIT le premier, qui a étudié l'ERG de la rétine du Chat. Son travail a porté sur l'œil entier, et sur des cellules ganglionnaires isolées. Cette étude est très classique ; nous ne ferons que la résumer brièvement. L'ERG du Chat est du type E, qui caractérise les rétines à bâtonnets ; à l'inverse de celui du Spermophile, il ne présente ni d'onde *a*, ni d'effet *off*, mais une onde *c* très marquée.

La courbe de sensibilité spectrale scotopique a été établie de différentes manières ; par électrorétinographie de l'œil entier (mesures de l'onde *b* pour des éclats lumineux isolés de même énergie et de longueurs d'onde variable (GRANIT, 1943 ; WIRTH, DODT et WALTHER 1958), ou à partir de mesures opérées sur des cellules ganglionnaires isolées (DONNER et GRANIT, 1949).

Elle culmine à 500 mμ et présente toujours une excellente correspondance avec la courbe d'absorption de la rhodopsine (pourpre visuel) ou pigment 497 de DARTNALL (1953-57). GRANIT définit le mécanisme récepteur correspondant comme le dominateur scotopique. Par stimulation lumineuse intermittente, GRANIT et WIRTH (1953), INGVAR (1961) ont montré que ce maximum de la sensibilité rétinienne scotopique, se déplaçait légèrement vers les plus courtes longueurs d'onde et se situait entre 470 et 490 mμ. Ce décalage a été également enregistré en isolant des éléments off et on off (DONNER et GRANIT, 1949) au niveau rétinien. DODT et ELENIUS (1956) ont retrouvé les mêmes résultats sur le Lapin.

La courbe de sensibilité photopique n'a pas pu être mise en évidence ni par électrorétinographie sur l'œil entier (GRANIT) ni par pupillographie (PIPER). Elle a été cependant décelée avec un maximum à 560 mμ par GRANIT sur 36 p. cent des cellules ganglionnaires isolées ; BARLOW, FITZHUGH et KUFFLER indiquent que tous les éléments ganglionnaires testés présentaient ce maximum de sensibilité à 560 mμ après une stimulation lumineuse intense des photorécepteurs. Selon GRANIT, cette courbe représente la réponse du dominateur photopique du Chat. Par S.L.I., DODT et WALTHER (1958) confirment l'existence de ce dominateur diurne. Mais d'après ces auteurs, cette courbe photopique ne peut être décelée que pour des intensités lumineuses très fortes. Pour des énergies plus basses, mais encore diurnes, la sensibilité photopique ne peut être mesurée que dans la zone des grandes longueurs d'onde, entre 552 et 673 mμ, où l'on observe un décalage par rapport à la courbe de sensibilité nocturne. Dans les autres régions du spectre, la sensibilité demeure de type scotopique.

L'électrophysiologie permet donc de mettre en évidence chez le Chat, un décalage de Purkinje quand on passe des conditions nocturnes aux conditions diurnes d'éclairement. L'existence de ce phénomène de Purkinje permet de considérer le fonctionnement de deux catégories de photorécepteurs, les cônes et les bâtonnets.

L'activité spécifique des cônes de la rétine du Chat a encore été démontrée par DODT et ENROTH (1954). Ces auteurs ont étudié la variation de la fréquence critique de fusionnement avec le logarithme de l'éclairement. La courbe trouvée présente deux pentes avec une cassure correspondante à la mise en jeu successive des bâtonnets et des cônes, chez le Chat, comme chez l'Homme et le Cobaye (fig. 1). Mais chez le Chat, la cassure a lieu pour des éclairements beaucoup plus élevés que chez l'Homme, ce qui traduit une proportion de cônes bien plus faible.

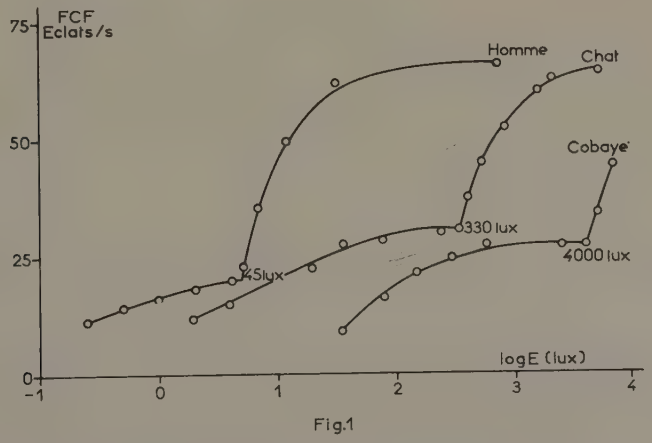


Fig.1

Fig. 1. — *Données de DODT sur la F.C.F. déterminée par ERG, chez trois espèces de Mammifères : l'Homme, le Chat, le Cobaye. D'après ce schéma, le nombre des cônes du Chat serait égal aux 2/3 de ceux de l'Homme.*

c) *La sensibilité chromatique.*

En adaptant les Chats à des éclairements peu intenses, GRANIT et ses collaborateurs, ont obtenu des courbes de sensibilité plus étroites que celles des dominateurs, celles des modulateurs, dont les trois maxima se situent entre 440 - 460 mμ, 520 - 540 mμ, 580 - 600 mμ. Selon GRANIT, les modulateurs devraient assumer la vision colorée trichromatique, les dominateurs assumant plutôt la discrimination des brillances.

MOTOKAWA, IWANA, EBE (1952) ont décelé des mécanismes rétiniens sensibles à des longueurs d'ondes spécifiques. Ces auteurs ont trouvé des différences dans la durée de l'excitabilité électrique rétinienne à différentes couleurs. Mais COHN, en 1956, n'a pas pu mettre en évidence des réponses caractéristiques d'un effet spécifique de la longueur d'onde, avec des stimulations bleue, verte et jaune, ni au niveau rétinien, ni au niveau cortical. MOTOKAWA et coll. n'ont pas trouvé non plus de différences dans les réponses corticales, quand l'œil est excité par S.L.I. monochromatiques.

Mais LENNOX et MADSEN (1958), ont montré que dans l'aire striée, les réponses à la lumière bleue étaient plus grandes qu'à la lumière verte, quand les stimuli évoquaient des réponses d'ERG de même amplitude. Ils ont noté également certaines différences dans les réponses à la couleur des parties antérieure et postérieure du cortex visuel. Quand les flashes provoquent une latence égale sur les corps genouillés, la latence de la réponse corticale au rouge est la plus brève. Elle est plus longue pour le jaune, et surtout pour les stimuli bleu-vert.

En 1959, INGVAR enfin, met en évidence dans tous les centres visuels cérébraux, aire striée, CGL, tubercule quadrijumeau antérieur, trois courbes de sensibilité spectrale différentes suivant le niveau d'adaptation à la lumière : aux intensités faibles, il décrit deux courbes, l'une avec un pic abrupt à 490 mμ, l'autre comportant deux maxima (450 - 470 mμ, 510 - 530 mμ) correspondant à deux mécanismes qui entreraient l'une après l'autre en activité, et qui dépendraient exclusivement de l'excitation des bâtonnets ; dans des conditions d'adaptation à une lumière point trop intense apparaîtrait une troisième courbe qui s'écarterait bien davantage du spectre d'absorption de la rhodopsine : elle présenterait un maximum à 550 mμ, un autre maximum important dans le bleu, 450 - 470 mμ, et une troisième pointe, beaucoup plus discrète, à 610 mμ. Cette courbe exprimerait l'activité des cônes, et témoignerait selon INGVAR, de la présence d'un mécanisme trichromatique rudimentaire.

3. — LES METHODES COMPORTEMENTALES.

Les travaux anciens sont généralement négatifs et semblent indiquer que le Chat n'est capable d'aucune discrimination chromatique.

Les résultats de VOSS et GANSON (1915), GREGG (1929), GÜNTER (1954), MILES, MEYER et RATOOSCH (1954), sont tous négatifs. GÜNTER établit d'abord la courbe de sensibilité spectrale scotopique et photopique. Sur la base de cette courbe, il oppose des signaux de même phanie. Au bout de 950 essais, les Chats n'ont pas été capables de faire une quelconque discrimination chromatique, alors qu'il ne leur a fallu que 200 essais environ dans une nouvelle expérience, pour opérer correctement un choix à la luminance.

MILES, MEYER et RATOOSCH, présentent aux Chats, des signaux de chroma différent, dont la luminance relative varie continuellement au cours des expériences. Au bout de 1.000 essais, les résultats sont restés négatifs, et les auteurs n'ont pas pu, tout comme GÜNTER, mettre en évidence, une certaine sensibilité chromatique. Nous discuterons ces résultats plus à fond lorsque nous aurons exposé nos propres données, afin de pouvoir les comparer.

Les résultats positifs anciens sont rares et généralement sujets à caution : ceux très anciens de COLVIN et BURFORD (1909) sont à éliminer d'emblée, les auteurs n'ayant pas considéré séparément le chroma et la brillance. Les travaux de Christiane BUCHHOLTZ (1952) paraissent indiquer que le Chat aurait une bonne vision des couleurs, puisqu'il distinguerait très certainement six couleurs entre elles, et les différencierait d'une gamme de 25 nuances de gris. La méthode de Christiane BUCHHOLTZ est fondée, non sur les tendances alimentaires, mais sur le jeu de prédation qui constitue un élément très important du comportement alimentaire du Chat. Ces résultats sont basés sur 2.155 essais. Mais ce travail est criticable au moins sur deux points importants : l'auteur n'a testé qu'un seul individu ; d'autre part, les signaux colorés ne sont pas des radiations monochromatiques pures mais sont constitués de papier coloré. Cette méthode ne permet pas de faire varier l'intensité des signaux de façon continue, mais uniquement par paliers successifs. Or le Chat est capable d'opérer des discriminations très fines en se basant sur la luminance. D'après ces expériences, on ne peut donc pas conclure avec certitude que le Chat se repère sur le chroma du signal, et non sur son intensité. Les derniers travaux en date sont ceux de CLAYTON (1963), de SECHZER et BROWN (1964) et de MELLO et PETERSON (1964). CLAYTON utilise les mêmes filtres et le même appareillage que MILES et coll. ; mais la technique d'apprentissage est différente, et se fait en deux temps successifs : dans la première partie du dressage, les signaux colorés occupent toujours la même place durant 9 essais successifs ; lorsque cet apprentissage est terminé, les signaux sont distribués fortuitement ; d'après l'auteur, les deux Chats testés seraient capables de discerner le rouge, le bleu, le vert, le jaune du gris, le vert du rouge, le jaune du bleu, mais ils confondraient entre eux le jaune et le vert, le jaune et le rouge. L'apprentissage serait relativement rapide à obtenir. La méthode de CLAYTON est intéressante dans son principe, car au lieu de confronter d'emblée les animaux avec la tâche apparemment la plus difficile. il introduit une étape intermédiaire permettant d'obtenir de meilleurs résultats.

Grâce à une méthode de conditionnement instrumental classique, SECHZER et BROWN (1964) ont montré que le Chat distinguait un signal rouge d'un signal vert au bout de 1.700 essais environ et indépendamment de la luminance relative des signaux. Cette discrimination est également indépendante de la perception de la profondeur, puisqu'elle a encore lieu en vision monoculaire. D'autre part, les animaux sont capables d'effectuer la discrimination des deux signaux vert et rouge ; si on réduit leur saturation jusqu'à 50 p. cent, le nombre d'essais nécessaires pour obtenir ce conditionnement est alors plus élevé. Mais si la part de la lumière colorée n'est plus que de 10 p. cent, l'apprentissage n'est plus possible.

C'est aussi par une méthode de conditionnement instrumental, que MELLO et PETERSON (1964) ont démontré que les Chats pouvaient discriminer entre eux le rouge du bleu, le rouge du vert, et le rouge du jaune, et que ces discriminations étaient fondées sur la longueur d'onde et non sur la luminance des signaux. Les auteurs ont acquis ces résultats au bout d'un an et demi de dressage journalier.

Les méthodes comportementales donnent des résultats hétérogènes cependant les travaux les plus récents (1964) seraient en faveur de l'existence d'une certaine sensibilité chromatique chez le Chat.

CONCLUSIONS.

Si nous faisons le bilan de nos connaissances sur la vision chromatique du Chat, on voit que celles-ci sont très contradictoires, et il est difficile d'en donner une image précise tant sur son existence propre que sur les mécanismes qui la conditionnent. Les arguments en faveur d'une achromatopsie totale sont les suivants : le Chat est considéré comme un animal nocturne, et son œil est adapté à la vie à l'obscurité. Sa rétine comporte essentiellement des bâtonnets ; les courbes de sensibilité spectrale photopique et scotopique déterminées sur l'œil entier ne présentent pas de décalage de Purkinje, leur maximum de sensibilité se situe à 500 mμ environ ; l'ERG est de type E et ne possède pas d'onde *x*.

Néanmoins, et les derniers travaux sur le dressage du Chat en font foi, certains arguments sérieux en faveur d'une certaine sensibilité chromatique doivent être pris en considération, particulièrement :

la rétine possède un certain pourcentage de cônes dont on ignore le nombre et la répartition. Cette dualité histologique se retrouve au niveau des centres cérébraux. L'étude électrophysiologique des cellules ganglionnaires dévoile un phénomène de Purkinje dont le maximum photopique se situerait à 555 mμ. La méthode d'excitation par S.L.I. confirme ce décalage et démontre une activité successive des cônes et des bâtonnets lors de l'adaptation à l'obscurité. Les réponses centrales témoigneraient en faveur d'un mécanisme trichromatique. Enfin, l'étude photochimique met en évidence deux photopigments de vitesse de régénération différente.

Selon l'ensemble de ces données, il nous est très difficile d'émettre une hypothèse ; le Chat n'est certainement pas un visuel ; il ne semble pas armé pour une bonne vision chromatique. Si celle-ci existe, elle ne peut être que très rudimentaire et très difficile à mettre en évidence.

CHAPITRE II.

METHODES ET TECHNIQUES.

A. — MATERIEL BIOLOGIQUE.

Les Spermophiles proviennent de l'élevage de l'Institut de Physiologie de la Faculté de Médecine de Strasbourg ; ces animaux ont été capturés dans la nature et sont originaires de Yougoslavie. Le Spermophile est un hibernant ; l'expérimentation a donc subi des limitations saisonnières inévitables. Le dressage qui a porté sur 2 années successives, sur des animaux différents, n'a pu s'opérer normalement qu'entre les mois de mars à octobre. Ils sont élevés séparément dans des bocaux de verre remplis de sciure. Les animaux d'expérience sont tous des mâles ; nous n'avons pas choisi de femelles afin d'éviter d'éventuelles perturbations de leur comportement dues à l'évolution de leur cycle ovarien. Ils ne sont nourris qu'une seule fois par jour. Après les expériences, les animaux peuvent manger librement dans l'appareil à choix, pendant un quart d'heure environ. Ils sont nourris de biscuits, de carottes et de graines et ne reçoivent rien à boire, l'alimentation étant en elle-même suffisamment hydratée.

Nos recherches ont encore porté sur deux souches de Souris blanches, l'une à rétine normale, l'autre à rétine dégénérée. Ces deux races proviennent d'un élevage de l'Institut de Biologie Médicale de la Faculté de Médecine de Strasbourg. Les Souris à rétine dégénérée sont originaires du « Basler Laboratoriumstamm ». Pour les mêmes raisons que dans le cas du Spermophile, nous n'avons expérimenté qu'avec des Souris mâles.

On élève les Souris dans des cages individuelles ; elles y sont normalement nourries mais ne reçoivent rien à boire, car la récompense dans le dressage consiste en une prise de liquide, généralement du lait.

Les animaux sont élevés dans la pièce d'expérience. Ils avaient 3 mois au début des expériences, 13 à leur fin.

Les Chats d'expérience sont des femelles adultes ; nous les avons préférées aux mâles car elles sont moins sauvages. Ces animaux ont entre un et trois ans au moment des expériences. Ils sont élevés dans une grande pièce située dans un bâtiment indépendant de la pièce d'expérience, et séparée d'elle par au moins 100 mètres de jardin. Mais les animaux s'habituent très vite au parcours, et viennent souvent seuls gratter à la porte de la salle de dressage. Les Chats sont nourris de lait et de flocons d'avoine immédiatement après les expériences ; la nourriture leur est retirée au bout d'une heure. Ils sont donc à jeun au moins pendant 23 heures avant le conditionnement.

Les expériences ont lieu 6 jours par semaine, tout au long de l'année. Elles sont cependant impossibles pendant deux périodes, en février et en août, lorsque les Chattes sont en chaleur ; l'instinct sexuel perturbe alors tout le comportement et la motivation alimentaire n'est plus assez forte pour provoquer une conduite cohérente en relation avec la tâche de discrimination.

B. — APAREILLAGE.

Nous avons employé principalement les trois dispositifs expérimentaux suivants :

1) LA BOITE A CHOIX DE YERKES (fig. 2).

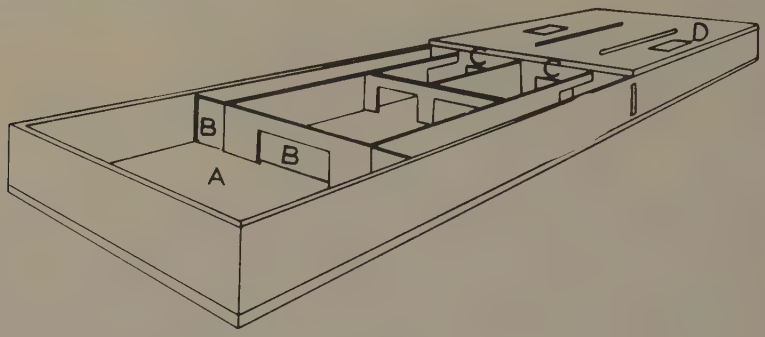


Fig. 2. — *Boîte à choix de Yerkes*
A. — *Compartiment de départ.*
B. — *Portes coulissantes.*
C. — *Signaux lumineux.*
D. — *Boîte à lumière.*

Elle nous a servi dans l'étude de la sensibilité spectrale du Spermophile et de la Souris.

Cet appareil classique, est trop connu pour que nous en donnions une description détaillée. Pour chaque compartiment, le signal lumineux consiste en une petite fenêtre ronde en verre dépoli de 3 cm de diamètre : cette ouverture est éclairée par derrière par une lampe dont l'intensité varie suivant les conditions expérimentales :

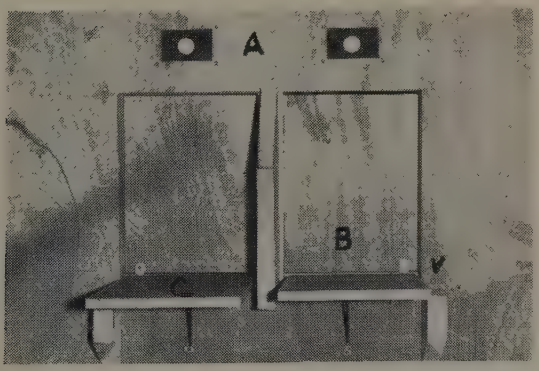
— dans les conditions scotopiques d'éclairement, les expériences se font dans l'obscurité absolue. La boîte de YERKES comporte un fond en verre dépoli qui permet de l'éclairer uniformément par en-dessous par une lumière diffuse très faible ; ce dispositif nous permet l'observation en silhouette de l'animal en expérience ; cette lumière n'est pas visible à un œil humain non adapté à l'obscurité.

— dans le cas de la vision photopique, l'appareil est éclairé en permanence d'en haut, par une lampe en tube donnant au niveau de l'appareil un éclairement de 45 lux. Ce procédé d'éclairement continu est préférable à celui qui consiste à éclairer très fortement les animaux entre les essais, et à les remettre à l'obscurité au moment du choix, car ils sont alors éblouis et ne parviennent plus à s'orienter.

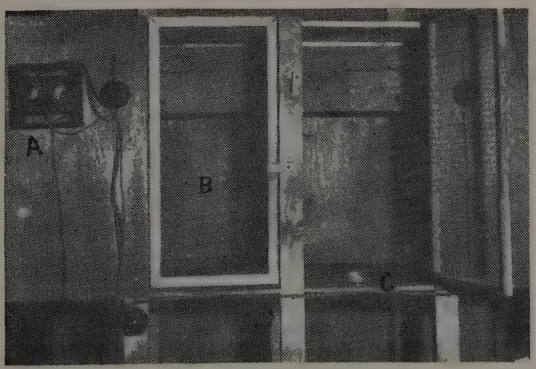
La source lumineuse est enfermée dans la boîte à lumière ; nous avons utilisé successivement des lampes de 25 watts, de 150 watts avec un miroir interne (type vissofar). Dans le cas des souris à rétine dégénérée, qui requiert un éclairage intense, nous avons choisi des lampes de projection pour film étroit

de 1.000 watts. Il a fallu les entourer de cheminées d'amiante et munir la boîte à choix d'un important dispositif de refroidissement par circulation d'eau, car ces lampes chauffent énormément.

Fig. 3. — *Appareil à choix*
1 — *Schéma général de l'appareil*
A. — *Tabouret de départ*
B. — *Appareil vu de face.*



2 — *Gros plan de l'appareil*
A. — *Signaux lumineux*
B. — *Portes à verrou* (v)
C. — *Tablettes.*



3 — *Face arrière de l'appareil — Chambre de récompense*
A. — *Inverseur de courant*
B. — *Porte avant*
C. — *Nourriture.*

2) APPAREIL PERMETTANT LA MESURE DE LA SENSIBILITE SPECTRALE DU CHAT.

L'appareil consiste en un « jumping apparatus » de LASHLEY modifié (fig. 3). Il est peu différent de l'appareil que MEYER-OEHME (1957) avait utilisé pour tester la vision chromatique de l'écureuil vulgaire. L'animal est placé à l'extrémité d'un tabouret de départ, long de 1,80 m, en face de l'appareil à choix. La longueur du tabouret, très étroit sur 1,20 m permet de supprimer l'influence involontaire de l'expérimentateur qui place l'animal à l'extrêmité du tabouret avant chaque essai. L'appareil lui-même consiste en un grand cadre de bois, percé de deux fenêtres rondes en verre dépoli, de 3 cm de diamètre et qui servent de signaux lumineux. Sous ces signaux, l'animal peut sauter sur deux tablettes. S'il fait un choix correct, le saut déclenche un petit verrou qui commande l'ouverture d'une porte ; l'animal pénètre dans une petite chambre où se trouve de la nourriture. Au contraire, s'il se trompe, le Chat ne reçoit rien car la porte reste fermée. Primitivement, nous avions prévu d'aggraver cette punition : lors d'un choix incorrect, la tablette sur laquelle sautait le Chat, s'abaissait, et le Chat tombait par terre. Mais nous avons très vite abandonné cette punition trop forte pour l'animal qui refusait alors de participer aux expériences. Le fait de « se cogner le nez » contre une porte fermée, est une punition bien suffisante. Les sources de lumière sont deux lampes de microscope, et chaque signal peut l'allumer indépendamment de l'autre.

OPTIQUE AYANT SERVI POUR LES DEUX APPAREILLAGES.

Pour graduer l'intensité lumineuse, nous avons utilisé des écrans-filtres neutres colorés dans la masse. Pour obtenir des lumières monochromatiques, nous avons employé une série de filtres interférentiels de la firme SCHOTT. Ces filtres ont la propriété de n'avoir qu'une bande passante très étroite, de l'ordre de 10 mμ à 50 p. cent du maximum de transmission. Ces filtres ont cependant l'inconvénient d'absorber une grosse part de l'énergie lumineuse ; lorsque nous avons eu besoin de lumières colorées de forte intensité (dans le cas des Souris à rétine dégénérée), nous nous sommes servi de filtres WRATTEN, nettement moins sélectifs que les premiers, mais qui ont l'avantage de laisser passer beaucoup plus de lumière.

Entre la source lumineuse et les filtres, on interpose une cuve à eau à faces parallèles, afin de couper le rayonnement infra-rouge.

Les énergies des radiations monochromatiques, ont été mesurées avec une cellule photo-électrique. Il nous a naturellement fallu tenir compte de la sensibilité propre de la cellule et des corrections en ce sens ont été apportées aux lectures faites sur le galvanomètre.

Nous mesurons l'éclairement en appliquant la cellule directement contre le verre dépoli de chaque signal. Dans ce cas, cette mesure nous donne également la luminance que nous pouvons évaluer en lux-équivalents ; cette unité n'est plus guère usitée actuellement ; nous transformerons donc nos mesures en nits, en sachant que 1 lux-équivalent est égal à 0,3183 nits.

Sauf avis contraire, toutes nos mesures de luminance seront calculées de cette manière. Nous avons préféré la photométrie à la radiométrie ; les mesures effectuées avec la pile thermo-électrique sont sujettes à trop de variations ; comme par exemple la température de la pièce. Notons que nos mesures au niveau du verre dépoli n'ont rien de commun avec ce qui arrive à l'œil de l'animal en expérience, encore moins avec le flux lumineux qui atteint les éléments photo-récepteurs, et nous sommes parfaitement conscient du *caractère relatif* de nos évaluations.

Un stabilisateur de tension placé dans le circuit, supprime les irrégularités du secteur.

3) APPAREIL ACTOGRAPHIQUE POUR CHAT.

Nous avons voulu mesurer l'activité du Chat en fonction de l'éclairement. Deux précautions fondamentales étaient nécessaires :

a) le Chat ne devait pas être enfermé dans un appareil de contention, mais devait pouvoir bouger librement et se déplacer à son gré.

b) la lumière devait être le seul facteur variable, et il était nécessaire de placer le Chat à l'abri d'autres excitations sensorielles, particulièrement de stimulations auditives.

Faute de local insonore, les expériences ont eu lieu dans une cave extrêmement peu fréquentée, où n'arrivait aucun bruit extérieur. Dans cette cave règne une température constante de 17°C et une humidité relative de 60 p. cent.

L'appareil (fig. 4) consiste en trois caisses de bois grillagées, reliées entre elles par un couloir.

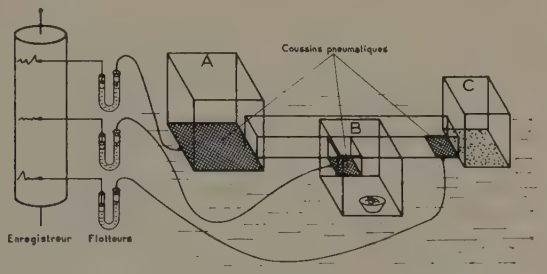


Fig.4

Fig. 4. — *Actographe. — Schéma général de l'appareil*

Celui-ci est assez large pour que le Chat s'y promène, mais suffisamment étroit pour qu'il ne puisse ni y séjourner, ni se retourner. Dans la première caisse, la plus grande, l'animal dort, et se tient la plupart du temps. On dispose de la nourriture en excès dans la deuxième caisse pour que le Chat puisse se restaurer quand il le désire, indépendamment de l'heure ; cette nourriture est renouvelée journellement. Dans la troisième caisse, l'animal va déféquer sur un bac de sable installé à cette intention.

On enregistre l'activité du Chat de la manière suivante : sur toute la surface intérieure de la caisse n° 1 est placé un coussin pneumatique. On en dispose également à l'entrée des deux autres caisses ; l'animal est obligé de marcher dessus avant d'y pénétrer. Ces trois coussins sont reliés à des manomètres ; ceux-ci sont constitués par trois tubes en U remplis d'eau ; un flotteur suit les mouvements du liquide et est relié à une plume inscriptrice qui transcrit les mouvements de l'animal sur un cylindre enfumé. Nous enregistrons ainsi avec précision tous les mouvements du Chat, à l'intérieur de sa caisse, mais nous connaissons également l'heure à laquelle il va se nourrir et quand il va déféquer. Afin de ne pas donner de repères temporels à l'animal d'expérience, le rouleau enregistreur est changé à des moments variables du jour et de la nuit. L'heure

du renouvellement de la nourriture varie systématiquement pour éviter l'enregistrement d'un rythme digestif.

L'appareil est uniformément éclairé par six lampes en tubes, de type « lumière du jour », de 1,20 m chacune. Le réglage de la lumière est automatique et se fait grâce à une horloge branchée dans le circuit lumineux.

C. — CONDITIONS GENERALES DE L'EXPERIMENTATION.

Toutes nos expériences de conditionnement ont lieu dans un local fixe et à des heures bien déterminées afin que la motivation alimentaire soit suffisante ; pour le Chat, le choix de l'heure ne semble pas intervenir sur les résultats. Pour la Souris, au contraire, le conditionnement semble le plus efficace lorsqu'il a lieu en fin d'après-midi, vers 17 heures, les animaux étant alors mieux réveillés.

La récompense consiste en des boulettes de hachis de viande pour le Chat ; le Spermophile reçoit cacahuètes, graines et morceaux de carottes dans l'appareil ; tandis que la récompense de la Souris consiste en une prise de liquide, généralement du lait, l'animal n'ayant rien eu à boire depuis le dressage de la veille.

Pour éviter des réactions à des artefacts, nous prenons des précautions pour que l'animal ne se repère pas sur des stimuli sonores ou olfactifs. Pour éliminer le rôle d'une stimulation sonore, nous procédons à des simulacres de changement de compartiment des filtres, lorsque le problème posé reste le même. Ces précautions sont absolument nécessaires surtout avec le Chat, qui plus auditif que visuel, se repère plus facilement sur des variations de bruit que sur des différences lumineuses.

Afin d'éviter l'influence de l'odeur de la nourriture, nous déposons une récompense dans les deux compartiments de l'appareil ; mais une porte fermée empêche l'animal d'y accéder dans le cas d'un choix incorrect.

Des expériences de contrôle sans lumière, nous ont prouvé que seuls les stimuli lumineux intervenaient dans le choix : à l'obscurité totale, les animaux choisissent au hasard l'un ou l'autre compartiment ; de plus leur comportement est tout à fait perturbé : les Souris frappent fortement le sol de leur queue et hésitent, les Chats se lèchent, se frottent, vont et viennent sur le tabouret et refusent de sauter.

CHAPITRE III.

ETUDE DE LA SENSIBILITE SPECTRALE ET DE LA VISION DISCRIMINATIVE DE CITELLUS.

A. — ETABLISSEMENT DE LA COURBE DE SENSIBILITE SPECTRALE

Dans cette première partie, nous présenterons les principaux résultats que nous avons obtenus par notre méthode de conditionnement dans un appareil à choix, en faisant varier systématiquement l'intensité et la composition spectrale de la lumière expérimentale.

1) PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

Les animaux sont d'abord maintenus à l'obscurité pendant une demi-heure au moins pour les expériences ayant lieu dans un environnement scotopique, à la lumière vive pour le dressage photopique. Cette adaptation a lieu dans la pièce d'expérience. Le dressage est mené d'abord avec de la lumière blanche. On éclaire au hasard, suivant des séries fixées par « pile ou face » l'un ou l'autre compartiment de la boîte, l'autre reste obscur. Les animaux sont dressés à aller chercher leur nourriture du côté de la plage lumineuse. A cause de la grande émotivité des animaux étudiés, nous n'avons pas associé de choc électrique au choix négatif, nous pensons qu'une telle association aurait plutôt ralenti l'apprentissage.

Quand la discrimination lumière-obscurité est bien acquise, nous remplaçons la tache blanche par de la lumière colorée, et nous opposons ainsi une lumière monochromatique à l'absence de tout signal lumineux. Pour chaque longueur d'onde étudiée, nous avons diminué régulièrement l'intensité, afin de déceler la plus petite quantité d'énergie lumineuse qui provoque encore une réaction de l'animal. Nous déterminons ainsi le seuil absolu de vision dans chaque cas. Mais la valeur liminaire obtenue mesure un seuil réactionnel lequel ne se confond pas avec le seuil sensoriel absolu. La méthode comportementale présente l'inconvénient de ne pouvoir atteindre cette limite en raison de l'interférence de différents facteurs principalement l'émotivité et la motivation... Pour des intensités lumineuses très faibles, l'animal se désintéresse du problème et la motivation n'est pas toujours assez forte pour qu'il persévère dans son choix. Ceci semble encore plus vrai pour le Spermophile extrêmement émotif, que pour le Chat ou la Souris.

Au cours de la phase initiale du dressage, le Spermophile a effectué une « reconnaissance des lieux », apprentissage purement spatial ou adaptation à l'appareil. Ce n'est qu'au bout d'une vingtaine de jours, l'exploration de la boîte à choix étant terminée, que les animaux se sont intéressés davantage à la nourriture.

Cet apprentissage en lumière blanche a été très long et a duré plus de trois mois, à raison de 10 essais par jour au début de notre étude, puis de 20, enfin de 50 essais. Nous avons considéré l'apprentissage comme terminé quand l'animal a fait 85 p. cent de choix corrects ; il aurait été inutile d'essayer d'améliorer encore ces résultats, la motivation n'étant pas toujours suffisamment forte pour inciter l'animal à aller 10 fois sur 10 du « bon côté ».

2) RESULTATS.

Pour chaque longueur d'onde, nous avons construit la courbe de pourcentage de choix corrects en fonction de l'énergie. Nous avons procédé à 40 essais au moins pour chaque intensité lumineuse considérée. Le seuil absolu de la vision du Spermophile, pour une longueur d'onde donnée, correspond à 65 p. cent de choix exacts (différence significative au seuil de confiance de $P = 0{,}05$ avec une orientation au hasard comportant 50 p. cent de choix corrects).

Pour chaque couleur, le seuil, à 65 p. cent est déterminé par interpolation graphique. La figure 5 présente deux exemples de ce type de détermination.

Nous avons construit la courbe de sensibilité spectrale (fig. 6) en prenant comme indice de sensibilité l'inverse du seuil. Cette courbe culmine à 555 mμ environ. Les limites du spectre visible semblent être respectivement 407 et 695 mμ.

Les différentes valeurs de la courbe sont données en unités arbitraires. Nous avons voulu néanmoins, connaître la valeur réelle du seuil absolu pour 550 mμ, lorsque la sensibilité visuelle est la meilleure.

Pour 550 mμ, elle est de l'ordre de 0,1 erg/cm²/sec. ou 1×10^{-8} watts/cm².

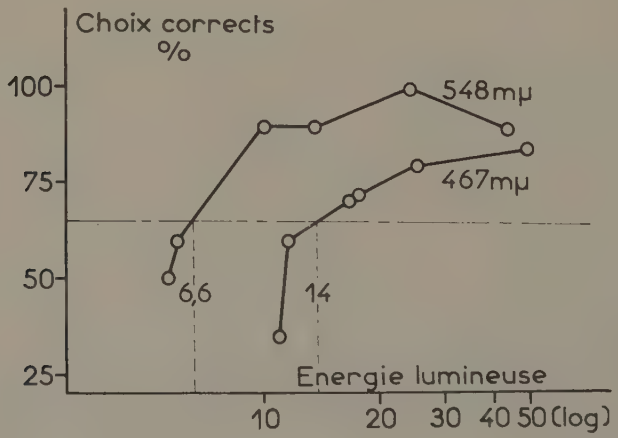


Fig.5

Fig. 5. — *Détermination du seuil absolu de vision pour les longueurs d'onde 548 mμ et 467 mμ. En abscisses, logarithme de l'énergie lumineuse (unités arbitraires) pour chacun des filtres ; En ordonnées pourcentage de choix corrects. Le seuil à 65 p. cent est déterminé par interpolation graphique.*

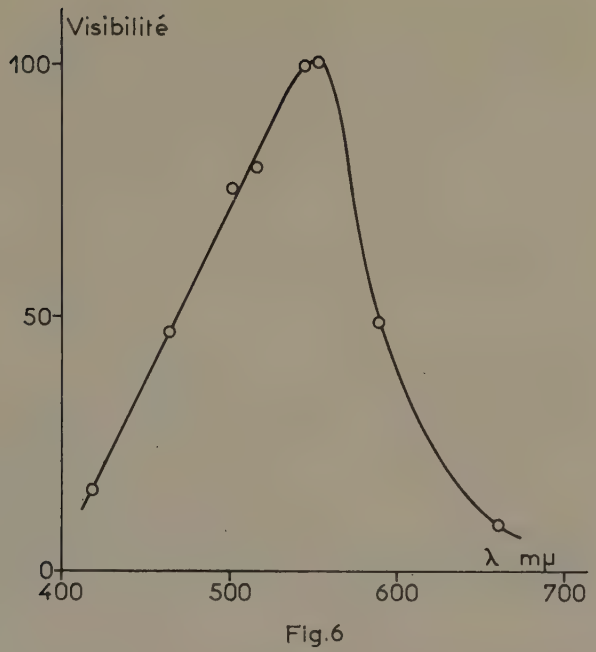


Fig.6

Fig. 6. — *Courbe de sensibilité spectrale du Spermophile. En abscisses : longueurs d'onde ; En ordonnées : l'inverse du seuil.. Le maximum se situe 550* mμ *environ.*

Pour l'homme, elle est de 2×10^{-18} watts-/cm^2 et traduit une stimulation des bâtonnets. Ce chiffre n'a qu'une valeur indicative car ces deux mesures ne sont pas comparables ; pour le Spermophile, nous envisageons le flux lumineux au niveau du verre dépoli. Pour l'Homme, cette valeur extrême (qui concerne d'ailleurs une longueur d'onde voisine de 500 mμ) tient compte de l'absorption lumineuse par les milieux oculaires, et bien entendu également de la distance de la source lumineuse à l'observateur, ce qui n'est pas le cas pour le Spermophile. Cependant le seuil de vision élevé du Spermophile permet de conclure à une activité exclusive des cônes. Le maximum de sensibilité situé à 550 mμ, confirme encore cette hypothèse. Il nous a paru inutile de refaire cette courbe de sensibilité spectrale dans un environnement photopique. Les caractères très nettement diurnes de nos résultats, valeur liminaire élevée, maximum de sensibilité dans le vert, nous en dispensaient. L'absence de phénomène de Purkinje a d'autre part été démontré en électrophysiologie (TANSLEY, 1955).

Nos résultats, obtenus par dressage, confirment entièrement ceux obtenus par des méthodes histologiques ou rétinographiques. Si les premières découvrent l'unicité des photorécepteurs qu'elles identifient aux cônes, les secondes démontrent leur unité fonctionnelle dans les processus d'adaptation à l'obscurité, la nature de l'ERG, et dans leur sensibilité relativement médiocre. Pourtant nos données sont tout à fait en contradiction avec celles de ARDEN et SILVER (1961) obtenues également par dressage : selon ces auteurs, le seuil de sensibilité visuelle

des Sciuridés serait extrêmement bas, voisin de celui de l'Homme ; et le maximum de sensibilité spectrale se situerait à 500 mμ. Nous ne savons pas à quoi est due cette divergence entre les résultats de ARDEN et les nôtres. ARDEN a travaillé sur l'Ecureuil gris *Sciurus leucotis carolinensis,* tandis que notre étude a porté sur le Spermophile *Citellus citellus.* Il est possible que la vision de ces deux espèces, considérées comme extrêmement voisines, serait moins proche qu'on ne le pensait jusqu'alors. Il serait intéressant que soit entreprise une étude de la vision chromatique de l'Ecureuil gris, afin de comparer plus complètement la vision de ces deux espèces voisines.

B. — VISION DISCRIMINATIVE DES COULEURS : MISE EN EVIDENCE ET MODALITES.

1) LE PRINCIPE DE NOS EXPERIENCES est le suivant :

On utilise le même dispositif expérimental que précédemment. Les Spermophiles doivent distinguer deux signaux colorés ; ils sont récompensés lorsqu'ils choisissent l'une des deux couleurs présentées, quelle que soit sa situation. Les deux filtres sont alternés au hasard, suivant des séries fixées par « pile ou face ».

Afin d'éviter que les animaux ne se repèrent sur la luminance des signaux, nous les choisissons de même efficience lumineuse pour le Spermophile, à partir de la courbe de sensibilité spectrale que nous venons d'établir. Nous n'utilisons pas les valeurs liminaires, à cause des fluctuations de la réactivité au seuil ; pour chaque longueur d'onde, nous choisissons une intensité lumineuse L_0 égale à 10 fois le seuil.

Mais ces expériences n'ont pas pu être effectuées avec les animaux qui ont servi à tracer la courbe de sensibilité spectrale (1) ; aussi pour remédier aux variations individuelles de L_0, et pour nous assurer que l'animal se repère sur le chroma du signal et non sur sa luminance, nous faisons varier graduellement l'énergie lumineuse de l'une des plages, entre $\frac{L_0}{2}$ et $2L_0$; l'autre signal reste constant à L_0. Si, dans son choix, l'animal se guide uniquement sur la qualité chromatique du signal, il saura le distinguer, quel que soit le rapport de luminosité des deux signaux.

2) RESULTATS.

Le processus expérimental a comporté 4 phases successives :

a) les animaux doivent apprendre à discriminer les couples suivants ayant la même efficience lumineuse

$$L = L_0$$

sujets	stimulus +	stimulus —
A	622 mμ	489 mμ
B	591 mμ	510 mμ
C	591 mμ	489 mμ
D	475 mμ	575 mμ

(1) Après avoir hiberné, le seul animal encore vivant après la première série de mesures, était encore capable d'effectuer 100 p. cent de choix corrects dans une discrimination basée sur la luminance.

Au bout de 500 essais environ, à raison de 20 essais par jour, les animaux se dirigent encore au hasard dans tous les cas. Nous ne tenons pas compte ici des trois semaines d'adaptation préalable à l'appareillage et à la situation expérimentale (comme dans le cas du dressage à la luminance).

Nous avons brusquement augmenté l'intensité du stimulus positif de 20 p. cent de sa valeur : les Spermophiles font aussitôt 80 p. cent de choix corrects. Ce phénomène s'observe chez les quatre individus. Les *Citellus* se basent donc sur la luminance du signal et témoignent une préférence spontanée pour le plus lumineux. Pour 3 animaux on a fait varier le stimulus positif, pour le quatrième, le signal négatif. Nous n'avons pas observé de différence dans nos résultats ; le quatrième animal s'est dirigé vers le signal le plus brillant malgré l'absence de récompense.

b) au cours de chaque séance journalière ultérieure, nous avons fait varier la luminance du signal positif entre $L_0 + 80$ p. cent de L_0 et $L_0 - 80$ p. cent de L_0, par paliers égaux à 10 p. cent de L_0. Cette variation de la luminance du signal positif n'est pas continue, mais s'opère selon la méthode des séries en désordre.

Les résultats sont donnés dans la figure 7 ; ce sont ceux donnés par le sujet B dont le problème consistait en une discrimination entre le jaune-orangé 591 mμ et le vert 519 mμ.

L'échelle des abscisses indique la succession des sessions expérimentales (une session comporte deux séances journalières consécutives de 30 essais) ; celle des ordonnées nous donne le pourcentage de choix corrects.

Il nous faut distinguer deux étapes successives dans cet apprentissage :

α) *Résultats concernant les 1.200 premiers essais :*

Pour $L > L_0$ (tracé n° 1), le Spermophile se dirige toujours du « bon côté » où le signal positif est le plus lumineux.

Pour $L = L_0$, les deux plages ayant la même efficience lumineuse, le tracé 2 montre que le Spermophile va au hasard soit vers l'une, soit vers l'autre plage.

Pour $L < L_0$ (tracé n° 3), le Spermophile choisit généralement le signal le plus lumineux bien que ce choix ne soit pas récompensé.

L'animal se dirige donc spontanément vers le signal qui lui paraît le plus lumineux, indépendamment de sa couleur et de la nourriture qui y est liée ou non. Lorsque les deux plages sont d'efficience lumineuse égale, le Spermophile se dirige au hasard.

β) *Au bout de 1.200 essais environ.*

Il semble que l'animal change de critère et se base davantage sur la qualité chromatique du signal que sur sa brillance. Selon la figure 7, il y a incontestablement deux étapes dans l'apprentissage avec $L > L_0$ et $L = L_0$; mais avec $L < L_0$, cet apprentissage est apparemment plus continu ; on constate une inhibition graduelle de l'attraction par la lumière la plus forte, par le renforcement lié à l'autre signal. Le dressage au chroma a lieu ensuite, mais il est plus difficile dans ce cas de faire une distinction entre les deux étapes. Ce passage n'est pas brutal ; les premiers essais du Spermophile effectués sur la base de la couleur sont encore très hésitants. L'animal se dirige souvent spontanément vers le signal le plus brillant, puis revient sur ses pas s'il s'est trompé. On observe aussi quelques « rechutes » ; après une certain nombre de choix fondés sur la couleur, l'animal se base à nouveau sur la luminance pour opérer son choix. Mais de jour en jour la discrimination chromatique se confirme et s'améliore.

Afin de contrôler si cet apprentissage chromatique est bien certain, nous augmentons encore la différence de brillance des deux plages jusqu'à 3 L_0 (en jouant également sur l'intensité du stimulus négatif resté constant jusque là). La discrimination reste bonne, même dans ces conditions.

Dans la seconde partie de la figure 7, les trois tracés se confondent.

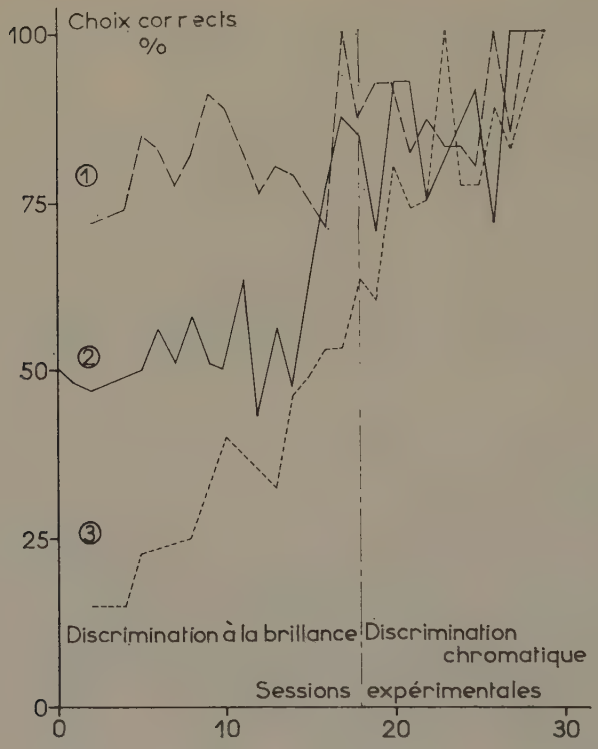


Fig. 7

Fig. 7. — *Discrimination chromatique du Spermophile ;* 1er apprentissage.
En abscisses, nombre de sessions expérimentales ; en ordonnées, nombre de choix corrects. 1.200 premiers essais : choix basés sur la luminance L.
La courbe n° 1 indique que l'animal fait 80 p. cent de choix corrects lorsque la luminance du signal positif L est $> L_0$. *Lorsque* $L = L_0$, *l'animal va au hasard (courbe n° 2) ; lorsque L est* $<$ *à* L_0, *l'animal échoue (courbe n° 3). Au bout de 1.200 essais, les trois tracés se confondent. L'animal se base alors sur le chroma du signal.*

Nous observons des phénomènes analogues avec les animaux A, C, D. Les Spermophiles sont donc dotés d'une vision chromatique vraie ; cette conclusion est étayée par des discriminations ultérieures effectuées par les mêmes animaux, à la suite de ce premier apprentissage.

c) le stimulus positif reste identique, mais le signal négatif est remplacé par une autre longueur d'onde. On considère l'apprentissage comme acquis, quand l'animal opère 15 choix consécutifs sans erreurs. On procède ensuite à 100 essais supplémentaires de contrôle dans chaque cas.

La discrimination orangé 591 mμ et jaune 575 mμ a été longue et difficile à obtenir. Sans doute sommes-nous très près du seuil différentiel chromatique pour cette région du spectre.

d) les deux signaux colorés qui ont été discernés par l'animal sont remplacés par deux longueurs d'onde nouvelles. Pour le *Citellus B*, les résultats sont résumés dans le tableau I.

TABLEAU I.

INDIVIDU B		
Signal positif λ	Signal négatif λ	Nombre d'essais pour atteindre le critère (*)
591 mμ	519 mμ	1.200 (1er apprentissage)
591 mμ	489 mμ	0
591 mμ	548 mμ	120
591 mμ	575 mμ	320
622 mμ	489 mμ	5
622 mμ	519 mμ	0
622 mμ	575 mμ	5
475 mμ	575 mμ	220
475 mμ	519 mμ	130
575 mμ	519 mμ	20

(*) non compris ceux du critère même.

Nous remarquons que le nombre d'essais pour atteindre le critère retenu a été très variable suivant les longueurs d'onde utilisées. Lorsque seul change le stimulus négatif, le signal positif restant identique, 5 essais environ suffisent pour atteindre à nouveau le critère ; il en va de même lorsque le signal positif est remplacé par une longueur d'onde choisie dans la même portion du spectre. Ce transfert est beaucoup moins prononcé lorsque le Spermophile doit résoudre un problème entièrement neuf, lorsque les deux signaux chromatiques sont nouveaux, l'apprentissage demande alors plus de 300 essais.

Les résultats sont analogues pour les trois autres individus. Pour chaque animal nous dressons le tableau récapitulatif des choix opérés dans l'ordre chronologique où ils ont été résolus (Tableaux II, III, IV).

TABLEAU II.

INDIVIDU A		
Signal positif λ	Signal négatif λ	Nombre d'essais pour atteindre le critère (*)
591 mμ	489 mμ	1.300 (1er apprentissage)
591 mμ	519 mμ	10
591 mμ	548 mμ	210
591 mμ	575 mμ	380
622 mμ	489 mμ	0
622 mμ	519 mμ	0
622 mμ	548 mμ	5
622 mμ	575 mμ	5
475 mμ	575 mμ	280
475 mμ	519 mμ	30
575 mμ	519 mμ	80

(*) non compris ceux du critère même.

TABLEAU III.

INDIVIDU C		
Signal positif λ	Signal négatif λ	Nombre d'essais pour atteindre le critère (*)
622 mμ	489 mμ	900 (1er apprentissage)
622 mμ	519 mμ	0
622 mμ	548 mμ	10
622 mμ	575 mμ	10
591 mμ	489 mμ	15
591 mμ	519 mμ	0
591 mμ	548 mμ	10
591 mμ	575 mμ	110
475 mμ	575 mμ	300
475 mμ	519 mμ	20
575 mμ	519 mμ	25

(*) non compris ceux du critère même.

TABLEAU IV.

INDIVIDU D		
Signal positif λ	Signal négatif λ	Nombre d'essais pour atteindre le critère (*)
475 mμ	575 mμ	1.600 (1er apprentissage)
475 mμ	591 mμ	10
475 mμ	622 mμ	0
475 mμ	519 mμ	10
575 mμ	519 mμ	210
622 mμ	489 mμ	200

(*) non compris ceux du critère.

Les Spermophiles sont donc doués d'une certaine vision chromatique. Ils sont capables de discerner entre elles 7 nuances dans le spectre visible (voir tableau récapitulatif, fig. 8).

Ils reconnaissent particulièrement le bleu, le vert, le jaune, l'orangé et le rouge. Ils discriminent facilement deux nuances de jaune dont la longueur d'onde ne diffère que de 16 mμ (591 et 575 mμ). Mais nous ne pouvons pas considérer cette valeur comme un seuil différentiel chromatique, car nous n'avons pas fait d'étude systématique en ce sens.

Nos résultats nous amènent cependant à faire quelques remarques :

α) les Spermophiles sont d'abord sensibles à la luminance du signal ; au début de l'apprentissage, ils marquent une préférence spontanée pour le plus lumineux. Dans le cas où l'efficience des deux plages est égale pour eux, ils se dirigent au hasard vers l'une ou l'autre. Ce fait nous a permis de vérifier indirectement la courbe de sensibilité spectrale, et de confirmer la position des différents points expérimentaux les uns par rapport aux autres : 591 et 489 mμ, 591 et 519 mμ, 622 et 489 mμ, 475 et 575 mμ. En effet, si l'une des plages avait été perçue par l'animal comme plus lumineuse que l'autre, le Spermophile se serait dirigé vers elle en fonction de sa préférence spontanée pour le plus brillant.

β) l'apprentissage discriminatif chromatique a nécessité un nombre très important d'essais ; ce n'est qu'au bout de 1.200 essais environ, que les Spermophiles ont présenté une certaine réactivité au chroma. Ce n'est qu'après ce grand nombre d'expériences que s'établit la liaison entre la couleur du signal et la récompense. Mais on observe pendant un certain temps une labilité de cet apprentissage chromatique : jusqu'à ce qu'il soit parfaitement consolidé, les animaux ont tendance à se baser d'abord sur la luminance du signal. Au bout d'une vingtaine de choix fondés sur la couleur, l'animal se base à nouveau sur la luminance des signaux. Il en est de même lorsque les deux plages colorées bien distinguées l'une de l'autre sont remplacées par deux longueurs d'onde différentes. L'animal dérouté, se guidera d'abord sur leur intensité relative.

Il semble dont que *dans nos conditions expérimentales* les réactions à la luminance soient valorisées par rapport aux réactions à la couleur. Nous ne

pouvons pas tirer de conclusions sur le rôle que joue la couleur dans les conditions naturelles de vie du Spermophile.

Mais ceci permet peut-être d'expliquer le fait que des auteurs n'ont pas décelé de vision chromatique chez certaines espèces animales parce qu'ils n'ont pas poussé suffisamment loin le dressage. Il nous a fallu plus de 1.000 essais expérimentaux pour établir la présence d'une vision des couleurs chez le Spermophile.

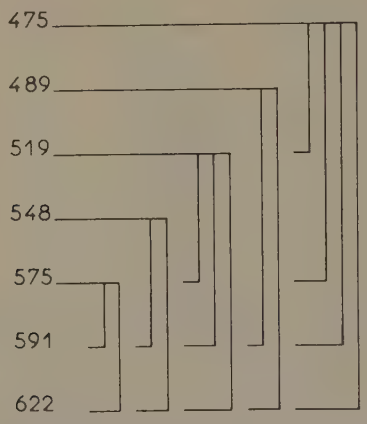


Fig.8

Fig. 8. — *Tableau d'ensemble des longueurs d'onde discriminées entre elles par le Spermophile.*

γ) le dressage à la luminance a nécessité entre 500 et 900 essais, tandis qu'il en a fallu 1.500 environ pour établir le dressage basé sur la couleur du signal. On conditionne donc plus facilement ce petit rongueur à des différences quantitatives du stimulus qu'à des variations qualitatives fondées sur le chroma.

Chez les animaux dotés d'une très bonne vision chromatique comme les Oiseaux par exemple, le dressage à base chromatique est plus facile à établir que celui qui se fonde sur des différences de luminance des signaux. PLATH en 1935 a montré qu'il conditionnait des Perruches plus facilement à des variations de couleurs qu'à des différences d'intensité de la lumière blanche. Chez le Spermophile au contraire, la reconnaissance de la luminance est plus primitive que la discrimination de la couleur.

Cette vision chromatique du *Citellus* est en parfait accord avec les théories classiques sur la vision des couleurs. Si l'unicité des photorécepteurs du Spermophile n'est plus mise en doute, le problème de leur nature reste cependant posé : s'agit-il de cônes véritables ou de bâtonnets transformés ? Les travaux de biochimie — l'extraction du pigment 502 de DARTNALL —, certaines données électrophysiologiques, notamment celles de TANSLEY situant le maximum de la sensibilité spectrale à 530 mμ, militeraient en faveur de la présence de bâtonnets transformés. Par contre, nos propres résultats sur la mise en évidence d'une certaine sensibilité chromatique seraient plus favorables à la présence de cônes

rétiniens. D'autres arguments étayent encore ce point de vue : la valeur élevée du seuil absolu de vision (démontrée par électrophysiologie, et par des méthodes comportementales) ou le maximum de sensibilité spectrale situé à 555 mμ. Mais ce problème de la nature des photorécepteurs ne se posait pas dans notre étude. Il serait sans doute d'un intérêt beaucoup plus considérable dans une étude orientée sur l'adaptation des organes des sens au biotope dans une perspective évolutive.

En conclusion, bien que notre étude soit incomplète (nous n'avons pas recherché de seuil différentiel chromatique par exemple), nous pouvons cependant conclure que le Spermophile possède une vision chromatique vraie ; mais cette sensibilité chromatique paraît bien plus fruste que celle des Oiseaux ou celle des Singes supérieurs, qui sont, à l'égal de l'Homme, capables d'effectuer des discriminations chromatiques différentielles extrêmement fines.

CHAPITRE IV.

LA SOURIS.

A. — COURBE DE SENSIBILITE SPECTRALE.

La technique et le protocole expérimental sont identiques à ceux qui ont été utilisés pour le Spermophile.

Nous nous sommes servi des mêmes animaux (5 mâles), en vision scotopique d'abord, puis en vision photopique. Ils avaient trois mois au début de la première série d'expériences, huit mois au début de la seconde.

Pour suivre le trajet des animaux à l'obscurité totale, nous avons faiblement éclairé par en dessous le fond en verre dépoli de l'appareil. Cet éclairage uniforme, permet de voir la Souris en ombre chinoise. Ce procédé est meilleur que ceux que nous avions envisagés d'abord : colorer quelques poils de la fourrure avec de la peinture phosphorescente, ou bien attacher un petit collier phosphorescent au cou des animaux ; ces essais ont échoué, la peinture et le collier ayant provoqué de sérieuses affections dermiques au bout d'un certain temps.

En vision photopique, les animaux sont éclairés pendant, et une demi-heure avant les expériences, par une lampe en tube de 45 lux, qui éclaire uniformément tout l'appareil.

Les animaux ont été dressés à choisir le côte éclairé de la boîte à choix. Un autre lot de cinq Souris a été récompensé du côté obscur. Les résultats sont comparables, mais dans ces dernières conditions, l'apprentissage est un peu plus long.

La récompense consiste en une prise de liquide, les Souris n'ayant rien eu à boire depuis 23 heures.

Le dressage préalable, lumière blanche, obscurité, avec des éclairements nettement supra-liminaires a duré trois mois environ, à raison de 20 essais par jour en moyenne. Les animaux ont d'abord présenté un comportement assez particulier, l'alternance spatiale décrite par KRECHEWSKY (1932) chez le Rat, et remarquée à nouveau par KARLI en 1952 sur la Souris. Les animaux sont allés alternativement d'un côté puis de l'autre tout au long d'une série entière. Selon KRECHEWSKY, cette alternance serait l'expression d'une « hypothèse » élaborée quant à la structure du problème que doit résoudre l'animal ; nous pensons plutôt qu'elle représente une tendance innée de la Souris qui opère par essais et erreurs.

RESULTATS.

Pour chaque Souris, et pour chaque longueur d'onde, le pourcentage de choix corrects augmente avec l'intensité lumineuse ; la valeur liminaire correspond à 60 p. cent de choix correts. Elle est déterminée par interpolation graphique entre les deux valeurs qui sont les abscisses des points dont les ordonnées encadrent le pourcentage 60. La dispersion des valeurs liminaires est également déterminée par interpolation graphique : on calcule la dispersion des deux proportions servant à l'interpolation.

Dans le cas de la figure 9, le seuil est de 2 avec un intervalle de confiance compris entre 1, 2 et 2,5 (à P = 0,05).

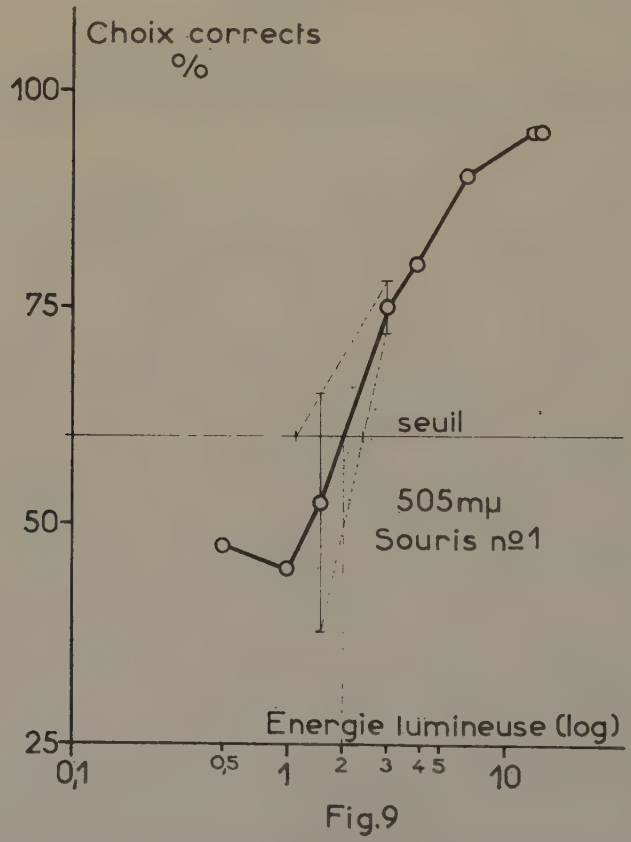


Fig. 9. — *Détermination du seuil absolu en vision scotopique, pour la longueur d'onde 500 mμ (Souris nº 1). En abscisses, logarithme de l'énergie lumineuse (unités arbitraires) : en ordonnées, pourcentage de choix corrects. Le seuil à 60 p. cent est déterminé par interpolation linéaire. La dispersion des valeurs liminaires est également déterminée par interpolation linéaire. On calcule la dispersion des deux proportions servant à l'interpolation.*

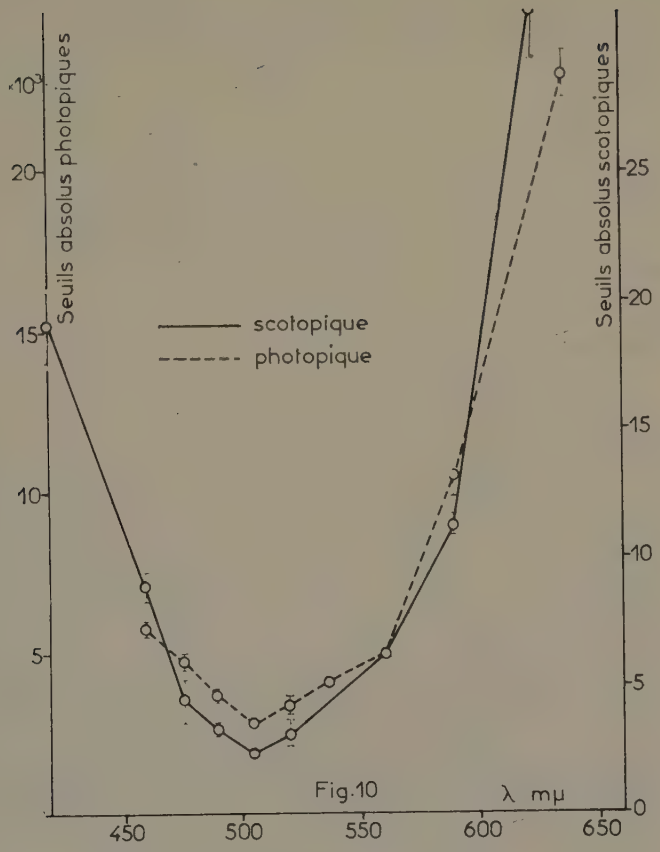


Fig. 10. — *Courbe représentant les seuils absolus en vision photopique et scotopique chez 5 Souris. — En abscisses, les longueurs d'onde ; en ordonnées, les énergies lumineuses, en unités arbitraires). En vision photopique, les unités sont 10^3 fois plus élevées qu'en vision scotopique.*

La courbe moyenne des seuils absolus en fonction de la longueur d'onde, tant dans les conditions scotopiques que photopiques, est représentée dans la figure 10. Nous avons construit les courbes de sensibilité spectrale, en prenant comme indice de sensibilité l'inverse du seuil ; les différentes valeurs sont données en unités arbitraires. La figure 11 donne les courbes de sensibilité spectrale relative dont les valeurs sont exprimées en pourcentage de la sensibilité maximale.

En vision scotopique, comme en vision photopique, le maximum de cette sensibilité se situe à 505 mμ environ ; il est donc très voisin du maximum de la courbe d'absorption spectrale de la rhodopsine (500 mμ).

Selon toute vraisemblance, les courbes de la figure 11 traduisent la seule activité des bâtonnets rétiniens. La Souris ne présente donc pas de phénomène

de Purkinje. Les deux courbes ne se recouvrent pas exactement : cela tient vraisemblablement au fait que les deux séries expérimentales ont été menées l'une à la suite de l'autre, sur les mêmes animaux ; ceux-ci étaient donc plus jeunes dans le cas des expériences à l'obscurité que dans le cas des essais à la lumière vive.

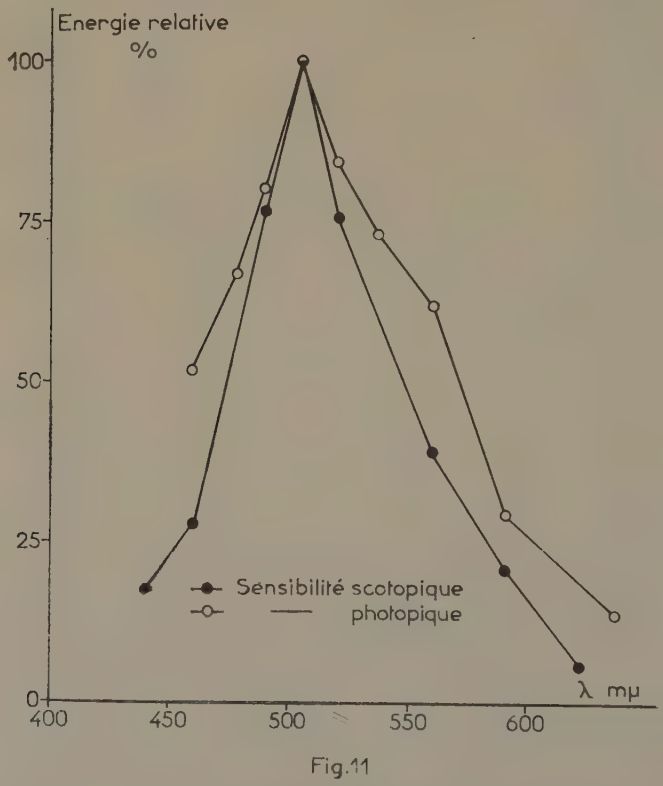


Fig.11

Fig. 11. — *Courbes de sensibilité spectrale en vision photopique et scotopique. — En abscisses, les longueurs d'onde ; en ordonnées, la sensibilité relative donnée en pourcentage du maximum dans les deux cas.*

Le seuil absolu de vision pour 505 mμ, lorsque la sensibilité spectrale est maximale, est de 1×10^{-7} nits. Ce seuil est très bas, légèrement inférieur à celui de l'Homme. Sans doute devons nous l'attribuer à une sommation considérable des bâtonnets, qui se groupent sur des cellules ganglionnaires bien moins nombreuses qu'eux. Les rares cônes, qui convergent sur les mêmes bipolaires que les bâtonnets, ne jouent vraisemblablement qu'un rôle peu important dans la vision de cet animal nocturne. Ces résultats nous permettent de supposer que la Souris est un animal achromatopsique ; nous le démontrerons dans le chapitre suivant.

Il n'existe pas de divergences entre nos résultats acquis par des méthodes comportementales et les données histologiques ou électrophysiologiques :

l'étude morphologique de la rétine (KARLI, 1952; MENNER, 1930) a mis en évidence l'importance numérique des bâtonnets par rapport au nombre très réduit des cônes; elle a montré la forte convergence des photorécepteurs sur les cellules ganglionnaires. Ces faits pouvaient laisser prévoir la dominance des récepteurs scotopiques, l'unicité fonctionnelle de la rétine, ainsi que l'absence de phénomène de Purkinje; l'électrophysiologie comme les méthodes comportementales de conditionnement l'ont bien démontré:

L'ERG de type E (TANSLEY), la valeur très basse du seuil visuel, la courbe de sensibilité spectrale correspondant à la courbe d'absorption de la rhodopsine avec absence de décalage de Purkinje, sont des preuves supplémentaires de la suprématie fonctionnelle des bâtonnets.

Remarquons le parallèlisme relativement étroit que l'on observe entre les résultats acquis par des méthodes comportementales et ceux donnés par l'électrophysiologie.

B. — LE PROBLEME DE LA VISION CHROMATIQUE DE LA SOURIS BLANCHE.

Si on considère les données acquises dans le chapitre précédent, en fonction de la théorie de la dualité rétinienne, on peut supposer que la Souris, animal exclusivement nocturne ne possède pas de vision chromatique.

Et pourtant, les travaux effectués pour le prouver ne sont pas décisifs et restent fort controversés. Le premier travail important est celui de YERKES, sur la Souris valseuse. Cet auteur dresse les animaux à choisir entre deux couleurs d'intensité lumineuse variable. Ses résultats ne sont absolument pas concluants, malgré la rigueur de la méthode utilisée. Il en va de même des travaux de WATSON et WATSON. ROTH, en 1925, décrit une vision des couleurs chez la Souris, mais ses résultats sont erronnés, car il n'a pas du tout tenu compte de la brillance relative des signaux. HOPKINS, en 1927, avait cru mettre en évidence une certaine vision du rouge chez une des trois Souris qu'il avait testées. Enfin TRINCKER et BERNDT en 1957, ont utilisé la méthode des réactions optocinétiques; s'ils affirment avoir décelé une excellente vision des couleurs chez le Cobaye, ils sont beaucoup plus prudents quand il s'agit de la Souris. Mais pour eux l'échec tiendrait à la méthode moins bien adaptée à l'étude de la vision des couleurs de la Souris, qu'à celle de la vision chromatique du Cobaye.

PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

Pour tester la vision chromatique de la Souris, comme pour celle du Spermophile, nous nous basons sur la courbe de sensibilité spectrale que nous venons d'établir.

Nous avons employé deux méthodes légèrement différentes, sur deux lots séparés de Souris.

a) Dans le premier cas, et comme dans le cas du Spermophile, nous essayons d'obtenir par dressage, et sur la base d'une discrimination chromatique, un apprentissage entre deux signaux colorés de longueur d'onde différente mais de même efficience lumineuse; celle-ci est égale à L_0 soit 1×10^4 fois l'intensité lumineuse liminaire pour chacune des longueurs d'onde considérées.

b) Dans la seconde situation, les animaux sont dressés à choisir entre deux signaux colorés, celui qui leur paraît le plus lumineux. Le signal positif est toujours affecté de la même longueur d'onde. Quand cet apprentissage préliminaire (fondé sur la luminance) est terminé, nous diminuons progressivement

l'intensité lumineuse du signal positif qui devient ainsi égale et même inférieure à celui du signal négatif qui lui est opposé. Au cours de cette phase de l'expérimentation, la luminance du signal positif est modifiée au fur et à mesure de la progression des essais, de façon telle qu'en succession fortuite, elle soit égale, supérieure, ou inférieure à celle du signal négatif. Notre dessein était d'obtenir un transfert progressif d'un apprentissage effectué sur la base d'une discrimination de luminance à un nouvel apprentissage qui se baserait sur une discrimination de nature chromatique. Dans le chapitre précédent nous avons montré que c'est par ce moyen que nous avons pu mettre en évidence la vision chromatique de *Citellus*.

L'énergie lumineuse est fournie par des lampes de 100 watts munies de réflecteurs internes. Pour obtenir des lumières monochromatiques, nous avons utilisé initialement des filtres interférentiels ; mais par la suite, nous leur avons préféré les filtres WRATTEN, qui laissent passer une fraction plus importante du flux lumineux.

Pour chaque série expérimentale, nous avons utilisé 5 Souris mâles.

RESULTATS.

a) *PREMIERE METHODE.*

Les animaux devaient opérer le choix suivant : 635 mμ - 505 mμ. Au bout de 3.000 essais par animal, à raison de 10 par jour, les animaux ont continué à se diriger au hasard (fig. 12). Ceci nous montre l'impossibilité de fonder tout apprentissage sur une base chromatique.

b) *DEUXIEME METHODE.*

Les couples colorés présentés étaient 635 — 505 mμ ; 591 — 475 mμ ; 605 — 520 mμ.

L'apprentissage préliminaire est relativement rapide : trois semaines environ, à raison de 10 essais par jour, et par animal. Les résultats sont résumés dans la première partie de la figure 13. La seconde partie de cette même figure illustre les résultats donnés par le dressage à la couleur proprement dit ; le tracé 1 indique que pour des luminances élevées du stimulus positif, la Souris effectue presque cent p. cent de choix corrects. Par contre le tracé 2 qui correspond à la même efficience lumineuse des deux signaux (1×10^4 la valeur liminaire) montre que dans ces conditions, l'animal pénètre indifféremment dans l'un ou l'autre compartiment. Le tracé 3 indique que la Souris choisit le signal négatif lorsque celui-ci lui paraît le plus lumineux des deux, malgré l'absence de récompense.

Dans tous les cas, pour toutes les discriminations proposées, et tout au long des expériences, plus de 4.000 essais par individu, les Souris ont opéré leur choix suivant la luminance du signal et non d'après sa couleur. Nous n'avons pas pu obtenir le transfert d'un type d'apprentissage à un autre, comme ce fut le cas pour le Spermophile.

Nos expériences sont donc entièrement négatives, et nous pouvons conclure que la Souris blanche est très certainement aveugle aux couleurs.

D'un point de vue méthodologique, comme c'est toujours le cas lorsque les conclusions d'un travail de ce genre sont négatives, nous ne pouvons pas affirmer absolument que la Souris soit achromatopsique, mais qu'elle l'est dans des conditions expérimentales bien définies. On pourrait nous opposer que dans d'autres situations, particulièrement pour un conditionnement de type pavlovien classique,

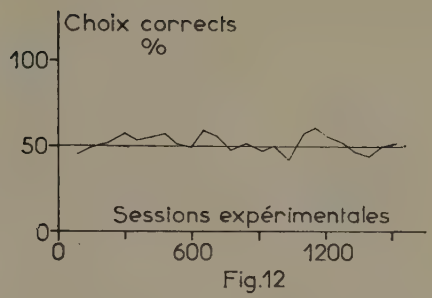


Fig.12

Fig. 12. — *Discrimination chromatique 635 mμ — 505 mμ. — En abscisses, nombre d'essais ; chaque point expérimental représente le blocage de deux séances journalières de 10 essais chacune par animal et pour 3 Souris, soit 2 × 10 × 3 = 60 essais. — En ordonnées, pourcentage de choix corrects.*

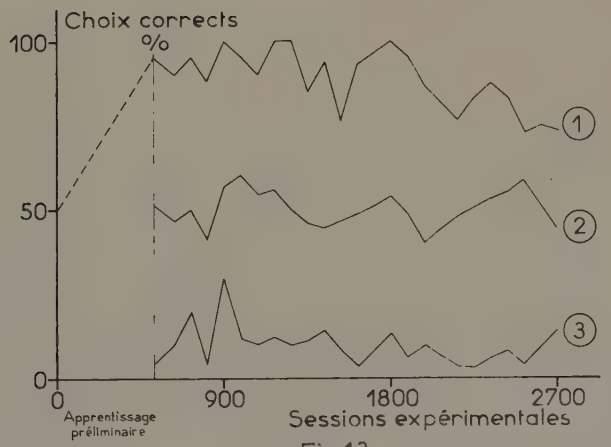


Fig.13

Fig. 13. — *Discrimination chromatique 635 mμ — 505 mμ. Dans le tracé 1, la luminance du signal positif est supérieure à L_0. Le tracé 2 correspond à l'efficience égale L_0 des deux signaux lumineux. Dans le tracé 3, la luminance du signal positif est inférieure à L_0. — En abscisses, nombre d'essais en ordonnées, pourcentage de choix corrects.*

dans lequel l'animal n'a pas de choix (association d'un choc électrique à la présentation d'une certaine longueur d'onde d'intensité variable) on pourrait peut-être mettre en évidence une certaine vision des couleurs chez la Souris.

Nous ne le pensons pas, l'émotivité de cet animal est bien trop grande pour que l'on puisse espérer obtenir de sa part, un tel conditionnement. Le nombre très important d'essais expérimentaux entre 3 et 4.000 par animal et par discrimination, l'emploi de deux méthodes différentes, doivent nous permettre d'affirmer très nettement l'absence de vision chromatique chez la Souris. De plus la rareté des cônes rétiniens, les courbes de sensibilité spectrale avec absence du phénomène de Purkinje, ainsi que la vie purement nocturne de cet animal, donnent une base fonctionnelle très sûre aux résultats négatifs que nous avons obtenus.

C. — LA SOURIS ENTIEREMENT DEPOURVUE DE PHOTORECEPTEURS.

On attribue généralement aux cônes et aux bâtonnets le rôle de percevoir la stimulation photique, et ceci a été largement démontré. Or, il existe une race de Souris « rodless », dont la rétine est complètement dégénérée au niveau des cellules visuelles, et ces Souris répondent cependant à la stimulation lumineuse. Il nous a semblé intéressant d'étudier chez ces animaux privés de photorécepteurs, la courbe de sensibilité visuelle, en fonction de la longueur d'onde du stimulus lumineux, afin de connaître le mécanisme sous-jacent responsable de cette vision.

KEELER (1927), HOPKINS (1927) ont décrit les premiers cette anomalie rétinienne ; mais c'est K. TANSLEY (1951) d'une part, et KARLI (1952) de l'autre qui ont montré que cette dégénérescence était évolutive. A la naissance, les rétines sont parfaitement normales ; la dégénérescence des grains externes se fait progressivement à partir du dixième jour après la naissance ; les lésions dégénératives qui ne frappent primitivement que l'assise nucléaire la plus profonde de la granuleuse externe, s'étendent rapidement à l'ensemble de cette couche. Vers la neuvième semaine, il ne subsiste plus le moindre vestige des couches externes de la rétine, mais les autres parties sont parfaitement normales. La lésion se stabilise ensuite pour de longs mois. Vers 8 mois, les processus dégénératifs s'étendent aux couches plus internes de la rétine. C'est pendant cette période de stabilisation lésionnelle, entre 3 et 8 mois, que nous avons effectué nos expériences, sur la valeur fonctionnelle de cette rétine entièrement dépourvue de cellules visuelles.

Dans un ancien travail (1954), KARLI avait montré que ces Souris étaient sensibles à la stimulation photique et qu'elles étaient capables de distinguer 5.000 lux et l'obscurité.

L'appareil utilisé est celui qui nous a servi dans le cas des Souris normales. Mais nous y avons apporté certaines modifications : comme sources lumineuses, nous avons choisi des lampes de projection pour film étroit de 1.000 watts. Comme elles sont extrêmement puissantes, il a fallu les entourer de cheminées d'amiante et munir la boîte à choix d'un important système de refroidissement par circulation d'eau. Une grosse fraction du rayonnement calorique est absorbée par une cuve à eau intercalée entre la source lumineuse et le filtre coloré.

Les seuils de sensibilité étant très élevés chez ces Souris, nous avons dû utiliser des filtres colorés du type WRATTEN.

On a utilisé les filtres suivants :

N° du filtre	Longueur d'onde dominante
47 B	430 mμ
49	450 mμ
44 A	485 mμ
65 A	495 mμ
60	520 mμ
53	550 mμ
25	640 mμ

Le dressage a été entrepris avec 6 Souris mâles âgées de 4 mois au début de l'expérience ; ces animaux ont été sacrifiés à 14 mois ; un contrôle histologique a confirmé qu'il s'agissait bien d'animaux privés de cellules visuelles photoréceptrices.

RESULTATS.

Par Souris, et par longueur d'onde étudiées, nous avons effectué un minimum de 40 essais pour chacune des intensités lumineuses de plus en plus faibles présentées dans la boîte à choix. Pour chaque longueur d'onde, le pourcentage de choix corrects diminue au fur et à mesure que l'on réduit l'intensité lumineuse. Comme dans les cas précédents, le seuil est déterminé par interpolation graphique entre les deux intensités correspondant aux pourcentages de choix corrects les plus proches de 65 p. cent.

Le seuil absolu de vision est très élevé ; il est de l'ordre de 0,5 nits. Pour chacune des longueurs d'onde étudiées, il est plus de 10^5 fois plus élevé chez ces Souris que chez les animaux normaux. La courbe des seuils absolus en fonction de la longueur d'onde est représentée dans le graphique de la figure 14. Le maximum de sensibilité se situe entre 480 et 500 mμ. Nous ne pouvons pas mieux préciser la position du maximum à cause de la faible sélectivité des filtres utilisés.

Ces résultats nous permettent de tirer les conclusions suivantes : nous pouvons définitivement exclure l'hypothèse selon laquelle l'apprentissage des animaux s'effectuerait sur la base d'une perception des radiations infra-rouges, par l'intermédiaire des récepteurs extra-rétiniens ; les seuils particulièrement élevés pour les grandes longueurs d'onde en sont la preuve.

VIAUD et KARLI avaient émis l'hypothèse qu'au niveau rétinien existerait une sensibilité de type dermatoptique (maximale pour les courtes longueurs d'onde) et qui serait l'apanage des couches internes de la rétine. Si la présence d'un sens dermatoptique dans certains récepteurs cutanés était tout à fait improbable, chez un mammifère, l'hypothèse d'une telle sensibilité au niveau des couches nerveuses de la rétine pouvait se concevoir. Mais nos résultats vont à l'encontre d'une telle interprétation. Il semble que la sensibilité visuelle spectrale des Souris privées de neuroépithélium rétinien ne soit pas différente de celle qui caractérise les Souris normales, dont le maximum se situe également à 500 mμ environ.

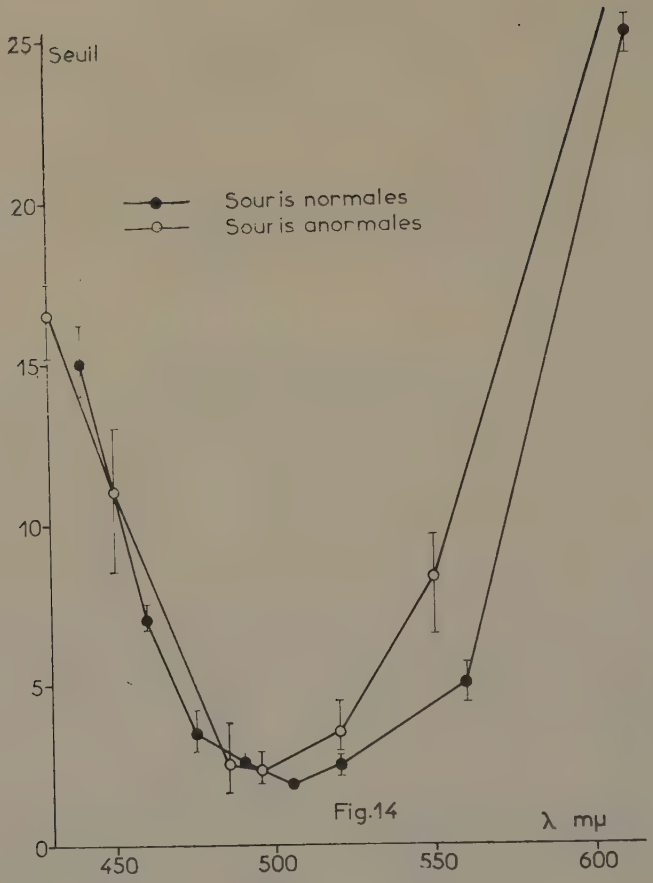


Fig. 14. — *Courbes des seuils absolus de sensibilité visuelle (valeurs moyennes de 4 Souris) en fonction de la longueur d'onde. (En trait plein, Souris anormales, en pointillé, Souris normales.) — Les seuils absolus sont donnés en unités arbitraires, les valeurs indiquées en ordonnées étant 1 × 10^3 fois plus élevées dans le cas des Souris à rétine anormales que dans celui des Souris normales. La dispersion des mesures a été déterminée par interpolation graphique.*

Rappelons que REISS en 1954 n'avait obtenu aucun enregistrement électrorétinographique sur ces Souris anormales. Cette étude pourrait sans doute être reprise avec des sources de stimulation 10^5 fois plus fortes que celles que l'on utilise généralement avec des Souris normales.

L'interprétation de nos résultats expérimentaux s'avère difficile. Dans un récent article de microscopie électronique, PORTE et KARLI (1963) ont montré que chez ces Souris l'article interne des bâtonnets était encore présent, et qu'il était souvent entouré par des prolongements émis par l'épithélium pigmentaire. Ce nouvel agencement est sans doute responsable de la vision de ces Souris, mais nous ignorons tout de son fonctionnement.

CHAPITRE V.

SENSIBILITE SPECTRALE ET VISION DISCRIMINATIVE DES COULEURS CHEZ LE CHAT.

Comme dans le cas des Rongeurs étudiés dans les chapitres précédents, nous examinerons dans une première partie la visibilité spectrale du Chat dans les conditions d'adaptation diurnes et crépusculaires. A partir de ces résultats, nous étudierons dans une seconde partie la vision chromatique de cet animal.

Enfin, comme nous l'avons déjà indiqué dans l'Introduction, nous essaierons dans une troisième partie, de compléter et d'expliquer certaines données comportementales que nous venons d'acquérir par des examens indirects, histologiques tout particulièrement.

ETABLISSEMENT DE LA COURBE DE SENSIBILITE SPECTRALE.

A. — METHODES DE CONDITIONNEMENT.

Dans ces expériences, nous avons utilisé six Chattes adultes. Les mêmes animaux nous ont servi dans les expériences à l'obscurité et à la lumière vive.

Le principe de nos expériences est le même que dans le cas des petits animaux que nous avons étudiés. Les Chats sont dressés à choisir le signal éclairé dans une alternative lumière-obscurité. Mais nous n'avons pas enregistré des différences dans la vitesse d'apprentissage, lorsque la récompense est donnée dans le compartiment obscur.

A l'inverse des petits Rongeurs, les Chats apprennent très vite à effectuer des discriminations fondées sur la luminance. Une trentaine d'essais suffisent pour établir un tel conditionnement.

Les expériences scotopiques ont lieu dans un environnement totalement obscur. Pour chaque longueur d'onde on recherche la plus petite quantité d'énergie qui provoque encore une réaction de l'animal. Pour que les animaux puissent s'orienter dans l'obscurité, le bord des tablettes sur lesquelles ils sautent est légèrement recouvert de peinture fluorescente. Le dressage photopique a lieu à la lumière vive ; les sources lumineuses sont des lampes de projections pour film étroit qui donnent un éclairement de 25.000 lux. Dans ce cas, on oppose de la lumière blanche d'énergie constante à un stimulus coloré dont l'intensité lumineuse est variable. Les animaux sont dressés à choisir la plage la plus lumineuse. Lorsque l'apprentissage est bien acquis, l'animal fait presque 100 p. cent de choix corrects. On diminue alors progressivement le rapport de luminance des deux signaux jusqu'à ce que la discrimination devienne impossible.

Dans les deux situations expérimentales, afin d'éviter que l'animal ne fasse de névrose pour les choix difficiles, lorsque les signaux sont de même phanie, aucune des deux portes n'est verrouillée, et l'animal est toujours récompensé. Mais ces essais difficiles sont intercalés entre des choix plus simples, où un signal est beaucoup plus lumineux que l'autre, et pour lesquels seule une des deux portes s'ouvre.

RESULTATS.

Nous avons utilisé dix couleurs spectrales différentes pour établir la courbe de sensibilité scotopique. Par animal, et pour chaque longueur d'onde, nous avons effectué 100 mesures pour chacune des intensités lumineuses considérées, souvent même davantage pour les valeurs au seuil ; la valeur liminaire est déterminée par interpolation linéaire.

La courbe de sensibilité spectrale scotopique a son maximum à 500 mμ. Elle retombe lentement dans le bleu, plus brutalement dans les grandes longueurs d'onde. Elle est peu différente de la courbe d'absorption de la rhodopsine (voir fig. 15) et ne peut que refléter la stimulation des bâtonnets.

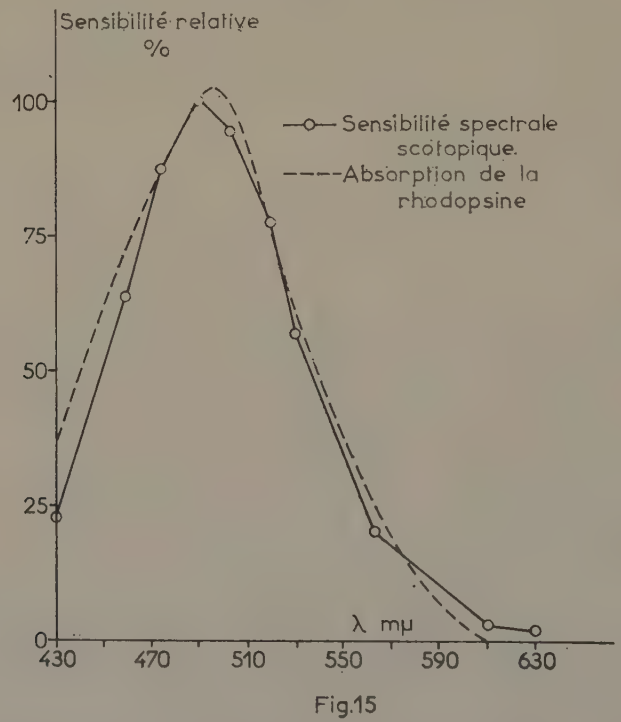


Fig. 15. — *Courbe de sensibilité spectrale scotopique du Chat (en traits pleins) et courbe d'absorption de la rhodopsine (en pointillés). — En abscisses, les longueurs d'onde ; en ordonnées, les valeurs relatives de la sensibilité données en pourcentage du maximum dans les deux cas.*

Le seuil absolu pour 500 mμ, maximum de la sensibilité, est de 875 × 10^{-9} nits, soit peu différent de 1 × 10^{-6} nits. Il est du même ordre que celui de l'Homme. Cependant pour d'autres auteurs cette valeur liminaire serait légèrement plus basse : GÜNTER (1951) la situe entre 20,11 et 38,86 × 10^{-8} nits, BRIDGMANN et SMITH (1942) auraient décelé un seuil inférieur à 2 × 10^{-7} nits. Ces derniers ont dressé les Chats à presser sur une pédale quand apparaît le stimulus ce qui délivre de la nourriture ; mais la même manœuvre, en l'absence de stimulus, produit une décharge douloureuse. Cette expérience confirme bien la différence entre les notions de seuil sensoriel absolu et de seuil de réactivité : la punition douloureuse amène certainement l'animal à présenter une attention plus soutenue que celle qu'il témoigne dans nos propres expériences ; et l'on comprend que le seuil perceptif soit un peu inférieur à celui que nous avons trouvé.

Le maximum de la courbe de *visibilité photopique* se situe à 500 mμ, comme en vision nocturne. Il semble donc qu'il n'existe pas de phénomène de Purkinje chez le Chat. Mais si nous comparons les deux courbes, en exprimant dans chaque cas la sensibilité relative en pourcentage du maximum, nous remarquons que leur aspect diffère du côté des grandes longueurs d'onde. En vision photopique, la courbe retombe moins vite ; dans ce cas, la sensibilité au rouge est meilleure qu'en vision scotopique (fig. 16). Comment pouvons-nous expliquer ce décalage ?

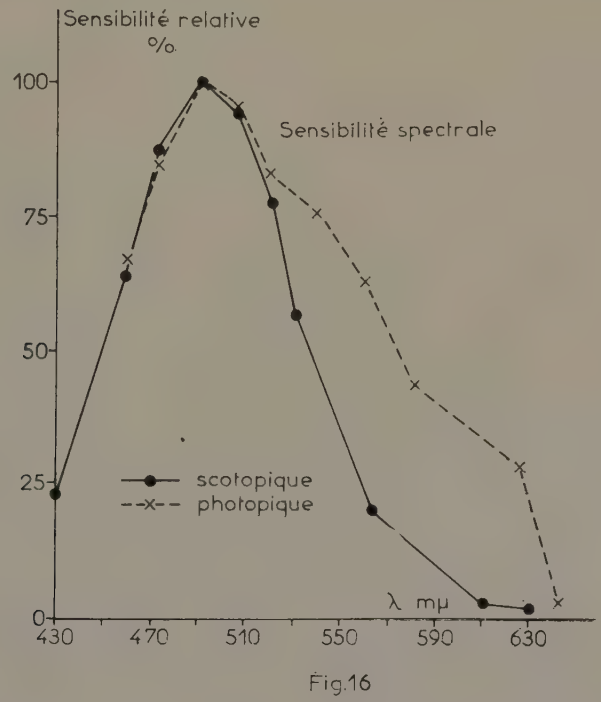


Fig.16

Fig. 16. — *Courbes de sensibilité spectrale scotopique (traits pleins) et photopique (pointillés). — En abscisses, les longueurs d'onde ; en ordonnées les valeurs relatives de la sensibilité données en pourcentage du maximum dans les deux cas.*

Notons d'abord qu'il se manifeste dans une région spectrale où les bâtonnets ne sont plus excités: la courbe d'absorption de la rhodopsine s'annule pour 610 mμ, et n'est plus que de 10 p. cent du maximum pour 580 mμ. Contrairement aux expériences qui ont lieu dans un environnement scotopique, l'intensité lumineuse est suffisamment forte pour stimuler les cônes rétiniens; elle ne l'est cependant pas assez pour inhiber complètement le fonctionnement des bâtonnets; les deux sortes de photorécepteurs sont donc excités simultanément.

Nous savons d'autre part, que les cônes rétiniens convergent sur les mêmes bipolaires que les bâtonnets, et qu'ils sont bien moins nombreux qu'eux; on peut donc supposer que l'activité des cônes existe bien, mais qu'elle est masquée par celle des bâtonnets sur presque toute l'étendue du spectre visible. On ne l'observerait que dans la zone des grandes longueurs d'onde pour la région du spectre où les bâtonnets ne sont plus excités, c'est-à-dire hors de la courbe d'absorption de la rhodopsine.

Si cette hypothèse s'avérait exacte, on devrait pouvoir confirmer le rôle spécifique des cônes, en éclairant la rétine avec des intensités lumineuses monochromatiques capables d'inhiber totalement le fonctionnement des bâtonnets, et dévoiler ainsi un décalage de la sensibilité visuelle, tout le long du spectre visible; les méthodes comportementales ne le permettent pas, car comme nous le verrons ailleurs, le Chat est déjà ébloui pour des énergies qui sont loin d'être assez fortes pour mettre les bâtonnets hors jeu.

Par des méthodes analogues aux nôtres, GÜNTER (1954) décrit une courbe de vision photopique avec deux maxima, l'un à 475, l'autre à 560 mμ. Il met également en évidence une meilleure sensibilité pour les grandes longueurs d'onde, à la lumière qu'à l'obscurité. Mais nous ne savons pas à quoi sont dues nos divergences quant aux valeurs maximales. Pour sa part, GÜNTER ne sait pas non plus à quoi attribuer la courbe bimodale qu'il a obtenue.

Nous avons déjà vu que les méthodes électrophysiologiques décrivent un phénomène de Purkinje chez le Chat. Si l'ERG de l'œil entier ne décèle aucun décalage, celui-ci est nettement mis en évidence par S.L.I., ainsi que par l'étude des réponses des cellules ganglionnaires isolées en vision photopique; elles indiquent alors un maximum de sensibilité à 560 mμ.

Nous récapitulons dans un tableau les données des différents auteurs concernant la visibilité spectrale du Chat. Nous pouvons ainsi comparer la position des maxima en vision scotopique et en vision photopique.

On remarque que certaines méthodes électrophysiologiques décèlent la présence de deux dominateurs, suivant la nomenclature de GRANIT, l'un photopique discret à 560 mμ, l'autre scotopique, envahissant avec un maximum mal défini entre 470 et 500 mμ suivant le auteurs. INGVAR en titre l'hypothèse d'une hétérogénéité de la photoréception en condition scotopique; mais cette hétérogénéité, si elle existe, ne pourra être révélée que par électrophysiologie fine.

Le Chat présente donc très certainement un phénomène de Purkinje; ce décalage, mis en évidence par nos propres expériences, dans la région spectrale des grandes longueurs d'onde, est plus nettement précisé par ERG en lumières intermittentes, méthode qui peut se permettre d'utiliser des intensités lumineuses beaucoup plus fortes que les nôtres.

Peut-on en tirer des conclusions sur la présence éventuelle d'une vision des couleurs chez cet animal?

Dans un article d'ensemble intitulé « Über die Grundvoraussetzungen der Duplizitätslehre des Sehens», DODT met en garde l'expérimentateur contre de

Méthode	Auteur	Scotopique	Photopique
Pupillographie	HESS (1902)	500 mμ	500 mμ
ERG classique ; stimulations isolées ; œil entier	GRANIT 1947) WIRTH (1953) DODT et WALTHER (1958) BONAVENTURE (1964)	500 mμ	500 mμ
ERG recueilli sur cellules ganglionnaires isolées	GRANIT (1949) BARLOW, FITZHUGH et KUFFLER (1957)	500 mμ	550 - 560 mμ
ERG par S.L.I. œil entier	GRANIT et WIRTH (1953) INGVAR (1959)	470 - 490 mμ	550 - 570 mμ
ERG par S.L.I. cellules ganglionnaires isolées	DODT et WALTHER (1958)	500 mμ	560 mμ
Conditionnement	GÜNTER (1955)	500 mμ	470 mμ et 555 mμ
Conditionnement	BONAVENTURE (1963)	500 mμ	500 mμ avec relèvement à partir de 530 mμ

telles conclusions abusives : il donne des exemples expérimentaux où la mise en évidence d'un décalage Purkinje n'est pas accompagné d'une vision des couleurs, tandis qu'une vision chromatique a pu être démontrée chez les animaux ne présentant pas ce phénomène. Ainsi, selon DODT, le Cobaye chez qui on a pu déceler une certaine vision chromatique (SGONINA, 1936 ; TRINCKER et BERNDT, 1956) ne présente pas un tel décalage. Ces derniers travaux ont toutefois été infirmés depuis par MILES, MEYER et RATOOSCH (1956).

A l'appui de la même thèse, citons encore le Spermophile ; chez cet animal, le décalage Purkinje n'existe pas ; ce Rongeur est néanmoins pourvu d'une vision des couleurs certaine, comme nous l'avons démontré antérieurement.

Le phénomène de Purkinje indique bien la présence simultanée des cônes et des bâtonnets, mais cette duplicité morphophysiologique de la rétine n'est pas une condition ni nécessaire ni suffisante de la vision des couleurs telle qu'on la rencontre chez l'Homme.

Chez le Chat, sa présence confirme l'hétérogénéité des pigments visuels. Celle-ci a été démontrée par WEALE (1953). Cet auteur a extrait 2 photopigments de la rétine du Chat, l'un régénérant rapidement, l'autre beaucoup plus lentement ; leurs maxima d'absorption se situent respectivement à 560 et à 500 mμ. Cette hétérogénéité implique la présence simultanée des bâtonnets et des cônes dans sa rétine. Mais ces derniers sont-ils suffisamment nombreux pour que l'on puisse espérer déceler leur activité ? De plus, même si les conditions rétiniennes de la vision chromatique sont présentes, permettent-elles d'affirmer que l'animal perçoit sûrement les couleurs, et ne doit-on pas pour pouvoir l'affirmer, tester l'appareil visuel dans son ensemble ?

Mais avant d'étudier la sensibilité chromatique du Chat, nous tâcherons de

retrouver avec des méthodes électrorétinographiques, les données que nous venons d'acquérir avec des techniques de conditionnement, relatives à sa visibilité spectrale.

B. — METHODES ELECTRORETINOGRAPHIQUES.

Après avoir établi la courbe de visibilité spectrale grâce à des méthodes de conditionnement, notre but a été de confirmer ces résultats avec des techniques électrorétinographiques.

Dans cette intention nous avons utilisé le montage couramment employé en ophtalmologie clinique. Il comprend une lampe d'excitation Alvar à éclats, et un appareil d'amplification et d'enregistrement Racia.

Les filtres monochromatiques sont ceux qui nous ont servi dans les expériences précédentes. On égalise leur énergie grâce à l'adjonction de filtres neutres.

Les électrodes sont en argent chloruré, entourées de coton imbibé de liquide physiologique. Des expériences de contrôle nous ont permis d'éviter la réaction photochimique directe de la lumière sur le chlorure d'argent.

Les Chats sont anesthésiés au nembutal, par une injection intra-péritonéale (35 mg par kg). L'œil est atropinisé (solution à 0,5 p. cent). On place une électrode dans le sac conjonctival de l'œil. L'électrode indifférente est collée au collodion sur le crâne de l'animal préalablement rasé.

Nos expériences ont porté sur dix animaux. Les sujets sont maintenus pendant une demi-heure à l'obscurité pour les expériences qui ont lieu dans des conditions scotopiques d'éclairement. Ils sont adaptés à la lumière vive durant le même temps, avant celles qui s'effectuent dans un environnement diurne.

Nos résultats sont les suivants :

Dans les conditions scotopiques d'illumination, l'enregistrement que nous avons obtenu, constitue un électrorétinogramme classique de type E, décrit primitivement par GRANIT. Cet ERG ne possède pas d'onde *a*, ni d'onde *d*, mais présente de belles ondes *b* et *c*. Il est typique d'une rétine contenant essentiellement des bâtonnets.

L'amplitude de l'onde *b* varie en fonction de la longueur d'onde de la lumière d'excitation. Nous avons établi la courbe de sensibilité spectrale à partir de ces valeurs obtenues avec des lumères de longueurs d'onde différentes, mais d'énergie égale. Cette courbe culmine à 500 mμ et correspond assez bien à la courbe d'absorption de la rhodopsine.

Dans les conditions photopiques d'éclairement, la courbe de sensibilité spectrale culmine à 500 mμ également. On n'observe donc pas de décalage Purkinje ; on ne retrouve pas non plus le relèvement de cette courbe dans les grandes longueurs d'onde, comme ce fut le cas antérieurement.

Cependant, sur le tracé de la figure 17 nous remarquons que l'onde *b* se divise en deux composantes b_1 et b_2.

Ce phénomène s'observe aussi bien avec de la lumière blanche qu'avec des lumières monochromatiques d'excitation. Cette dissociation de l'onde *b* ne semble pas constituer un artefact, car elle s'est maintenue lorsque nous avons effectué une nouvelle série de mesures (sur quatre Chats) avec un autre appareil d'enregistrement et d'amplification E.C.-E.M. (semi-transistorisé) ; un appareil « EPI-

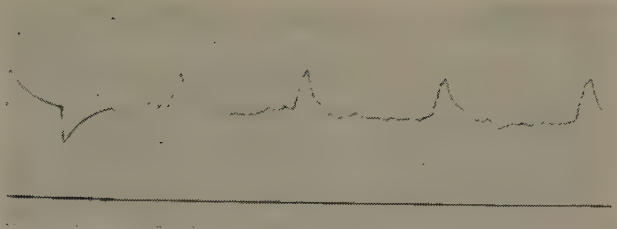


Fig. 17. — *ERG recueilli dans des conditions photopiques d'éclairement ; la lumière de stimulation est de la lumière blanche. Dissociation de l'onde* b *et* b_1 *et* b_2. *Etalonnage 200* μV. *Vitesse de déroulement : 60 mm/sec.*

PHOTE » produit la stimulation lumineuse. La dissociation de l'onde *b* est également indépendante des électrodes, car elle se manifeste encore lorsqu'on utilise les verres de contact qui servent en électrorétinographie humaine.

Nous avons remarqué d'autre part :

a) que cette dissociation de l'onde *b*, en b_1 et b_2 est faible lorsque la stimulation de l'œil s'effectue avec des énergies lumineuses photopiques peu intenses. Elle peut être tout à fait absente après le premier éclair, s'il survient après une certaine période d'adaptation à l'obscurité. Mais elle s'accentue avec l'augmentation de l'énergie lumineuse de stimulation.

b) entre 1 et 5', plus l'adaptation à la lumière est longue, plus les deux composantes b_1 et b_2 sont dissociées.

En conclusion,

1) La courbe de sensibilité spectrale que nous avons établie est semblable à celle qu'avait obtenue GRANIT il y a quelques années. Son maximum se situe à 500 mμ dans des conditions photopiques et scotopiques d'éclairement ; elle traduit la stimulation des bâtonnets. Cette technique est trop grossière pour déceler un décalage Purkinje. Dans ce cas précis, la méthode comportementale nous a donné davantage de renseignements que l'électrorétinographie, puisqu'elle nous a permis de dégager le relèvement de la sensibilité spectrale dans la région des grandes longueurs d'onde, dans les conditions photopiques d'éclairement.

2) Pour un éclairement diurne, la dissociation de l'onde *b*, en deux composantes b_1 et b_2 permet-elle d'envisager la présence d'une onde *X* (ARMINGTON, 1952) dans l'ERG du Chat ? Cette onde *X* due, selon ADRIAN, à la réponse des cônes rétiniens, n'a jamais été décrite chez cet animal, mais en 1953, WIRTH l'a mise en évidence chez le Lapin dont la rétine est peu différente de celle du Chat. Les données de BROWN et WIESEL (1961) ont montré que l'onde *b* était essentiellement élaborée dans une zone comprenant les couches nucléaires externe (articles internes des récepteurs) et interne (bipolaires). Selon nos données, l'onde b_1 que nous avons mise en évidence, et que nous supposons correspondre à l'onde *X* d'ARMINGTON, serait due à la stimulation des cônes. A l'appui de cette hypothèse, nous avons montré que b_1 augmentait d'une part en fonction de l'adaptation préalable à la lumière (entre 1 et 5 minutes) et d'autre part avec l'accroissement de l'intensité de la lumière excitatrice.

Cette activité spécifique des cônes a déjà été relevée dans le chapitre précédent, à propos de l'extension de la courbe de visibilité spectrale photopique dans la zone des grandes longueurs d'onde. Nous la retrouverons dans l'étude de la vision chromatique du Chat ; nous pourrons remarquer qu'elle se manifeste encore très discrétement, et qu'il est difficile de la déceler.

MISE EN EVIDENCE ET MODALITES DE LA VISION DES COULEURS.

Au cours de l'historique, nous avons montré combien le problème de la vision des couleurs chez le Chat était encore controversé, et comme les résultats acquis présentaient de contradictions entre eux. Nous avons repris entièrement cette étude, en nous basant sur le même principe que nous avons déjà appliqué dans le cas du Spermophile et de la Souris.

Comme pour la Souris, nous avons utilisé deux méthodes.

A. — METHODES.

1) *PREMIERE METHODE.*

Elle comporte deux phases :

a) des animaux n'ayant jamais participé à des expériences sont dressés à dinstiguer deux signaux colorés de longueur d'onde différente, mais de même efficience lumineuse.

b) lorsque cet apprentissage est acquis, on fait varier de part et d'autre de cette même phanie, l'énergie lumineuse de l'un ou l'autre filtre, afin d'éviter que l'animal ne se repère sur des différences très fines, dues à des variations individuelles de la sensibilité spectrale.

2) *SECONDE METHODE.*

Elle comporte trois phases :

a) les Chats sont dressés à aller chercher leur nourriture sous le signal le plus lumineux doté toujours de la même longueur d'onde, d'un couple de deux signaux de couleurs différentes. Cet apprentissage est extrêmement rapide, et nécessite une cinquantaine d'essais au plus.

b) au cours des séances suivantes, on diminue progressivement la brillance du signal positif ; cette brillance devient égale, puis même inférieure à celle du signal négatif qui lui est opposé et qui reste constant. Les essais se font au hasard, suivant des séries établies à l'avance. Pour éviter les névroses expérimentales, les énergies lumineuses du stimulus variable sont distribuées en séries désordonnées. Le Chat apprend à choisir le signal positif, quelle que soit la brillance.

c) comme contrôle, nous faisons varier les énergies lumineuses des deux signaux l'un par rapport à l'autre, pour éviter que le Chat n'opère son choix sur la brillance absolue du stimulus qui reste constant. Notons que chaque séance journalière débute toujours par quelques essais où le signal positif est très lumineux ; ce renforcement, souvent nécessaire au cours des expériences, est indispensable au début de chaque séance.

Comme dans le cas de la Souris, nous cherchons donc à obtenir le transfert progressif d'un apprentissage effectué sur la base d'une discrimination de brillance, à un nouvel apprentissage qui se baserait sur une discrimination de nature chromatique.

B. — RESULTATS.

1) *DISCRIMINATIONS DE SIGNAUX MONOCHROMATIQUES.*

a) *Première méthode.*

Deux Chats de la même portée sont mis en présence de deux filtres interférentiels ayant pour longueurs d'onde dominantes 591 mμ et 505 mμ et la même phanie (en fonction de la courbe de sensibilité spectrale établie antérieurement).

Ces Chats sont récompensés l'un du côté du signal jaune-orangé, l'autre de celui du filtre vert-bleu.

Ces Chats sautent au hasard pendant plus de 1.000 essais (voir fig. 18). Mais leurs choix s'améliorent ensuite, et deviennent même fort bons. Cet apprentissage a nécessité à peu de choses près le même nombre de séances journalières pour les deux individus.

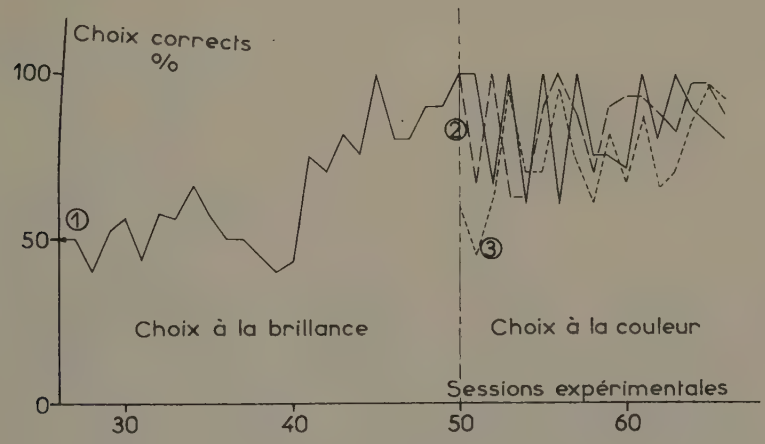


Fig.18

Fig. 18. — CHAT n° 4. — *Discrimination chromatique 591 - 505 mμ. Le tracé 1 correspond à l'efficience lumineuse identique des deux signaux (L_0). Dans la courbe 2, la luminance du signal positif est supérieure à L_0. Elle est inférieure à L_0 dans le tracé 3. . — En abscisses, nombre de sessions expérimentales (1 session est égale à 2 séances journalières de 20 essais chacune) ; en ordonnées, le pourcentage de choix corrects.*

Pour être sûre que les Chats ont bien effectué leurs choix sur la qualité chromatique du signal, et non sur une discrimination fine de luminance, nous faisons varier l'énergie lumineuse de l'un des filtres de part et d'autre de L_0 (L_0 étant l'énergie lumineuse qui correspond dans la première partie du dressage à la phanie égale des deux signaux).

Les Chats sont alors extrêmement déroutés à la fois pour des signaux dont l'énergie est supérieure ou inférieure à L_0. Les animaux sont désorientés par l'introduction du facteur luminance, mais celui-ci n'a pas joué de rôle pour provoquer des choix préférentiels dans un sens ou dans l'autre. Assez rapidement,

les animaux se basent à nouveau sur la qualité chromatique pour opérer leurs choix. Mais ce transfert est souvent difficile pour des différences de brillance importantes, ce qui rend nécessaire des renforcements du choix à phanie égale.

La figure 18 résume nos résultats. La courbe n° 1 représente les choix à phanie égale à L_0. Le tracé n° 2 décrit les choix corrects pour des énergies lumineuses du signal positif supérieures à L_0 variables entre L_0 et (L_0 + 80 p. cent de L_0), enfin le tracé n° 3 correspond à la situation dans laquelle l'énergie varie, entre L_0 et (L_0 — 80 p. cent de L_0). Nous remarquons que les trois tracés se confondent. Mais ce choix, fondé sur la longueur d'onde des signaux, est fugace et labile. Après quelques séances journalières durant lesquelles l'animal se guide uniquement sur la qualité chromatique du signal pour opérer son choix, le Chat saute à nouveau au hasard et paraît complètement dérouté. Nous sommes donc obligés de poursuivre sans relâche l'entretien de cet apprentissage.

Lorsqu'il est bien acquis, nous proposons aux sujets d'expériences la résolution d'autres discriminations :

I	II
635 mμ — 475 mμ	622 mμ — 475 mμ
635 mμ — 505 mμ	622 mμ — 505 mμ
635 mμ — 519 mμ	622 mμ — 519 mμ
591 mμ — 475 mμ	591 mμ — 519 mμ

III	IV	V
586 mμ — 475 mμ	575 mμ — 475 mμ	540 mμ — 475 mμ
586 mμ — 505 mμ	575 mμ — 505 mμ	548 mμ — 520 mμ
586 mμ — 520 mμ	575 mμ — 520 mμ	475 mμ — 505 mμ

Les Chats ont été capables de résoudre les problèmes posés dans les deux premières colonnes, mais ont échoué pour les trois suivantes ; malgré le nombre important d'essais, 2.000 pour chaque alternative proposée, les choix ont toujours été effectués au hasard.

b) *Seconde méthode.*

Le Chat n° 1 devait procéder au choix suivant : 591 mμ (stimulus positif) et 489 mμ (stimulus négatif). Mais faute de renforcements suffisants, ce Chat a fait une névrose expérimentale au bout de 800 essais environ ; il n'a pas effectué de choix fondé sur la couleur mais a uniquement appris à distinguer la luminance relative des deux signaux. Même affamé, ce Chat a refusé à participer aux expériences.

Les deux autres individus ont présenté un comportement tout à fait différent : on oppose le filtre 591 mμ au filtre 505 mμ. Les Chats sont dressés à aller chercher leur nourriture sous le signal le plus lumineux (différent pour chacun des deux individus). Quand cet apprentissage est bien acquis, on diminue alors progressivement l'énergie lumineuse du signal positif ; les résultats sont résumés dans les tracés de la figure 19. Pour les 2.500 premiers essais environ le tracé 1

correspond à la même efficience lumineuse pour le Chat ; l'animal choisit indéfféremment l'un ou l'autre compartiment. Le tracé 2 montre que pour des luminances élevées du stimulus positif, le Chat effectue presque cent p. cent de choix corrects ; au contraire, le tracé 3 montre que, malgré l'absence de récompense, le Chat choisit le signal négatif si celui-ci est le plus lumineux. Dans tous les cas, le Chat opère ses choix d'après la luminance du signal.

Mais au bout des 2.500 essais, correspondant à 4 mois d'expérience, il semble que les Chats changent de critère et se basent davantage sur la qualité chromatique du signal que sur sa brillance. Ce choix fondé sur la longueur d'onde est au début très fugace, et des renforcements nombreux sont nécessaires. Cependant, ce choix s'affirme de plus en plus avec le nombre d'essais, et nous pouvons encore augmenter le rapport de luminance des deux signaux. Dans la partie droite de la figure, les trois tracés se confondent. Mais comme ce fut le cas pour les deux individus étudiés précédemment, cette réaction différentielle à la longueur d'onde est fugace et labile et demande des renforcements fréquents, parfois tout au long de séries entières.

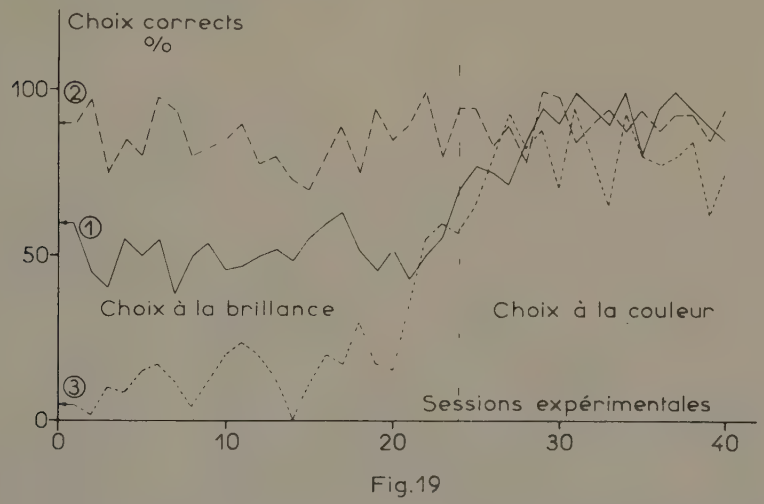


Fig.19

Fig. 19. — CHAT n° 2. — *Discrimination chromatique 591 - 505 mμ. Le tracé 1 correspond à l'efficience lumineuse identique des deux signaux (L_0). Dans la courbe 2, la luminance du signal positif est supérieure à L_0. Elle est inférieure à L_0 dans le tracé 3. — En abscisses, nombre de sessions expérimentales (1 session est égale à 2 séances journalières de 20 essais chacune) ; en ordonnées, le pourcentage de choix corrects.*

Ce n'est donc que très lentement que la vision chromatique se dégage du choix à la luminance. Elle nécessite de nombreux renforcements et semble également dépendre de la motivation : si l'animal est trop affamé, ou si au contraire il n'a pas faim, ou s'il est distrait, son choix s'effectue davantage sur la base de la luminance des signaux que sur celle de leur longueur d'onde.

Nous avons remplacé successivement le filtre 505 mμ par les filtres 475, 519, 548, 575 mμ. Sauf dans le dernier cas, pour lequel le Chat n'a pas été capable

de faire de choix fondé sur la couleur, les Chats ont toujours effectué de bonnes discriminations chromatiques sans repasser par le stade du choix basé sur la luminance.

Nous avons alors proposé à ces deux individus les mêmes problèmes que ceux que nous avions posés aux deux premiers : les résultats sont identiques ; ces Chats ont été capables de reconnaître les couples de couleurs proposés dans les deux premières colonnes du tableau de la page 62, mais ont échoué pour les trois autres ; nous avons cependant obtenu des résultats positifs avec les couples de signaux comprenant la longueur d'onde 586 mμ (colonne III, p. 62) mais cela de façon temporaire.

Les résultats donnés par les deux méthodes expérimentales sont donc identiques : le Chat serait capable de discriminer les radiations de longueur d'onde comprises entre 586 et 635 mμ d'avec les autres longueurs d'onde du spectre visuel.

Pour contrôler ces données et afin d'être sûre que nos échecs n'étaient pas dus à une saturation insuffisante des couleurs utilisées, nous avons tenté d'obtenir des résultats positifs en augmentant l'énergie lumineuse ; nous avons remplacé nos lampes de 100 watts par des lampes de projection pour film étroit de 1.000 watts. Les sujets sont ceux qui nous ont servi dans les expériences antérieures. Nous leur avons proposé les choix suivants :

575 mμ — 505 mμ	575 mμ — 475 mμ
548 mμ — 490 mμ	622 mμ — 505 mμ

Là encore, ils ont été capables de discriminer les grandes longueurs d'onde, mais ont échoué dans la perception des autres radiations spectrales. Les résultats du dressage sont restés négatifs malgré ce nombre d'essais supplémentaires (1.000). Les Chats se sont orientés au hasard dans le « Jumping-apparatus », malgré la saturation plus forte pour l'œil humain des couleurs présentées. Il semble donc bien que de tout le spectre visible, seule le rouge soit spécifiquement perçu.

2) *DISCRIMINATION D'UN SIGNAL MONOCHROMATIQUE D'UN SIGNAL ACHROMATIQUE.*

Pour confirmer cette interprétation, nous avons opposé de la lumière blanche dont l'énergie varie grâce à l'adjonction de filtres neutres, à des lumières colorées de longueur d'onde 635, 622, 591, 586, 575, 548, 519, 505, 475 mμ. Dans les trois premiers cas seulement les Chats ont opéré une discrimination chromatique, et ont su reconnaître le rouge du blanc quelle que soit l'énergie lumineuse de celui-ci. Dans les autres situations, les Chats ont encore effectué leurs choix au hasard, et n'ont pas été capables de discerner la lumière blanche de la lumière chromatique.

3) Afin de connaître la limite exacte de la portion du spectre perçue chromatiquement, nous avons opposé entre eux les filtres 591 et 586 mμ. Mais les 4 sujets mis en expérience, n'ont pas su opérer cette discrimination au bout de 1.500 essais (qui s'ajoutent à tous les essais antérieurs). Cet échec du dressage n'est cependant pas probant car il peut provenir aussi bien du fait que la différence des longueurs d'onde est inférieure au seuil différentiel chromatique, que du fait que ces deux longueurs d'onde se trouvent du même côté de la limite divisant le spectre visible du Chat.

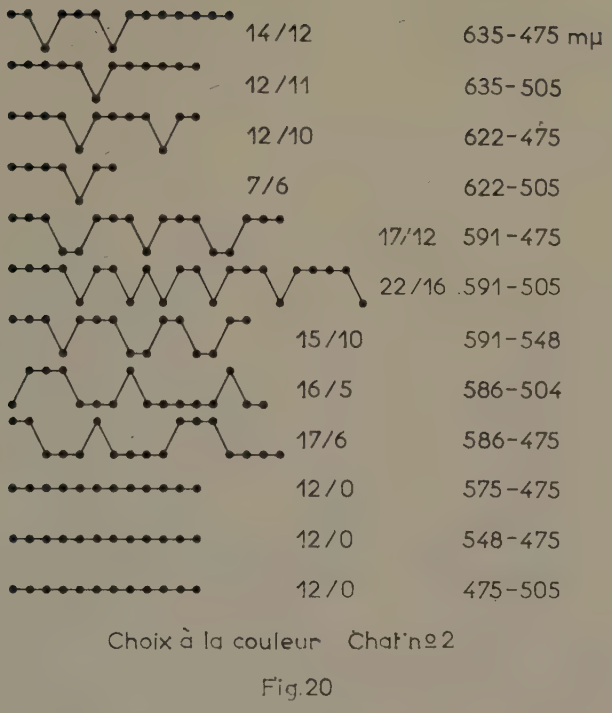


Fig. 20. — *Nombre de sessions expérimentales considérées comme « bonnes » du point de vue chromatique, et leur succession quotidienne, pour chacune des discriminations proposées.* Exemple : *Dans l'alternative 635 - 475* mμ, *sur 14 séances successives, il y en a eu 12 de bonnes. (Une séance est retenue comme bonne lorsque le Chat fait moins de 7 erreurs sur 3 choix proposés.)*

4) Nous avons enfin étudié la relation qui existe entre la rétention du dressage et la longueur d'onde des signaux. La figure 20 indique pour chacune des discriminations proposées, le nombre de sessions expérimentales quotidiennes qui peuvent être considérées comme valables, et leur succession dans le temps. Le critère adopté pour classer les séances en « bonnes » et « mauvaises » est un maximum de 7 erreurs sur 30 choix (une séance) au cours desquels les rapports des phanies des deux signaux varient en succession forfuite entre $\frac{150}{1}$ et $\frac{1}{150}$ Ces données sont récapitulées dans la figure 21 pour l'ensemble des 4 animaux d'expérience.

Chaque courbe représente les variations du pourcentage moyen des séances « valables » pour une longueur d'onde donnée, opposée à toute une série d'autres radiations.

On remarquera, que, quelle que soit la longueur d'onde de référence, le pourcentage de fixation mnémonique de la discrimination reste le même et que cette rétention augmente à mesure que l'on se rapproche des très grandes longueurs d'onde (fig. 22). Cette figure représente une courbe moyenne, tirée des courbes

de la figure 21. Nous remarquons que l'augmentation du pourcentage moyen de « bonnes séances de dressage » avec la longueur d'onde est très brutale, passant de 0 à 70 p. cent entre 575 et 591 mμ, et nous tenons à souligner cet aspect presque « Tout ou Rien » du phénomène.

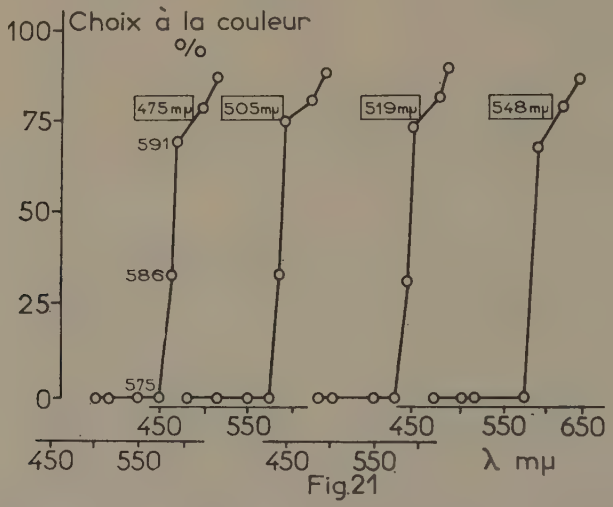


Fig. 21. — *Chaque courbe représente, pour une longueur d'onde de référence, opposée à toute une série d'autres radiations, le pourcentage de choix fondés sur la couleur, l'apprentissage étant constitué.*

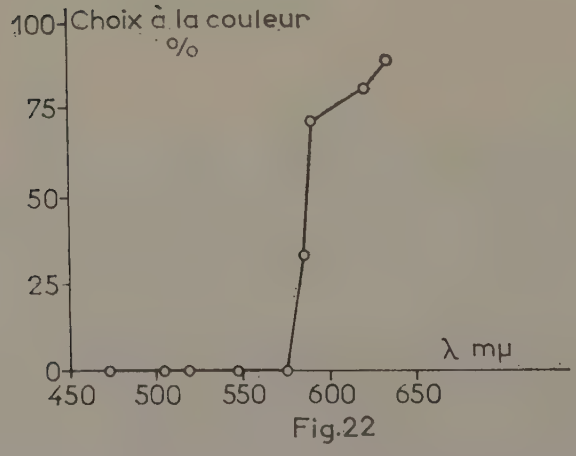


Fig. 22. — *Indice de fixation de la vision des couleurs. Courbe moyenne tirée des courbes de la figure 21. — En abscisses, la longueur d'onde ; en ordonnées, le pourcentage de la stabilité.*

DISCUSSION DES RESULTATS.

Dans la partie précédente de ce chapitre, nous avions déjà remarqué que le Chat présentait une meilleure sensibilité spectrale pour les grandes longueurs d'onde en vision photopique qu'en vision scotopique, et que ce décalage assimilable à un phénomène de Purkinje, pouvait laisser prévoir que cet animal n'était pas totalement achromatopsique. Nous venons en effet de montrer qu'il était capable de discriminer le rouge en tant que couleur et rien que le rouge, les autres radiations n'étant pas discriminées entre elles.

Cette vision spécifique du rouge paraît à première vue plutôt surprenante, car elle va à l'encontre des théories trichromatiques classiques. Nous essaierons d'en expliquer le mécanisme dans la prochaine partie. Mais nous pouvons noter que ce phénomène n'est pas tellement insolite, et que dans le règne animal il n'est pas l'apanage du Chat ; en effet, SÄLZLE (1936) a montré que la Souris rousse dont la rétine ne possède parmi ses photorécepteurs rétiniens que 4 p. cent de cônes, perçoit chromatiquement le rouge, et le rouge uniquement. REYNOLDS et MUNZINGER, en 1936, ont prouvé également que le Rat voyait le rouge en tant que couleur et le rouge seulement. Ces résultats ont été confirmés par MUNN et son école, qui ont utilisé des méthodes analogues aux nôtres.

GÜNTER (1954) ainsi que MILES, MEYER et RATOOSH (1954) n'ont pas décelé de sensibilité chromatique chez le Chat. Il semble que les divergences qui apparaissent entre les travaux de ces auteurs et les nôtres, peuvent s'expliquer relativement aisément.

GÜNTER a procédé de la même manière que nous ; il a opposé entre elles des lumières de longueur d'onde différentes, mais de phanie égale. Il a opéré 950 essais par discrimination. Si nous comparons ses données avec les nôtres, nous constatons qu'il nous a fallu 2.500 essais expérimentaux pour mettre en évidence cette sensibilité chromatique au rouge. Dans notre propre étude, au bout de 1.000 essais, les animaux opéraient encore leurs choix au hasard. Il nous semble donc, que cet auteur n'a pas « poussé » suffisamment loin le dressage pour obtenir des résultats positifs.

A ce propos, rappelons qu'il nous a fallu plus de 1.200 essais pour mettre en évidence la sensibilité chromatique du Spermophile qui, par rapport au Chat, possède une bonne vision des couleurs.

La même remarque concerne les travaux de MILES, MEYER et RATOOSH qui ont opéré 1.000 essais pour chacune des discriminations proposées. De plus, nous pensons, que le fait de modifier brutalement la luminance relative des deux signaux, peut introduire un élément de trouble dans un apprentissage qui paraît de prime abord très difficile à acquérir. Il nous semble qu'au début de l'expérimentation, il vaut mieux faire varier progressivement cette différence de luminance, pour obtenir, comme ce fût le cas dans notre étude, le transfert d'un conditionnement fondé sur la luminance à un conditionnement chromatique.

Les tous derniers travaux américains sur ce sujet mettent également l'accent sur ces points ; CLAYTON (1963), SECHZER et BROWN (1964), MELLO et PETERSON (1964) décrivent tous une certaine sensibilité chromatique chez le Chat, et ils insistent comme nous, sur la longueur de l'apprentissage nécessaire pour la mettre en évidence. SECHZER et BROWN ont procédé à 1.700 essais par Chat avant d'obtenir un résultat positif ; tandis que MELLO et PETERSON ont travaillé pendant un an et demi avant que ne se dégage cette sensibilité au chroma. Ces derniers imputent également l'échec des auteurs antérieurs au nombre insuffisant d'essais expérimentaux.

Ajoutons que ces derniers travaux montrent, comme le nôtre, que le Chat est capable de discriminer le rouge d'une autre couleur qui lui est opposée (discrimination rouge-vert pour SECHZER et BROWN; rouge-bleu, rouge-vert, rouge-jaune pour MELLO et PETERSON). Ces auteurs en tirent cependant la conclusion d'une vision des couleurs véritable chez le Chat. Pour notre part, il nous semble que cette conclusion est abusive, car nous avons montré que seul le rouge était perçu sur une base chromatique et non l'autre signal coloré qui lui est opposé. La sensibilité chromatique du Chat est limitée au domaine des grandes longueurs d'onde; nous allons essayer maintenant d'en déterminer le mécanisme sous-jacent.

MECANISME DE LA VISION DU ROUGE.

Dans le chapitre précédent, nous nous sommes borné à décrire aussi objectivement que possible, les différents aspects de la vision chromatique du Chat, et ses variations en fonction de la longueur d'onde. Il convient à présent de rechercher les facteurs physiologiques responsables de cette sensibilité au rouge.

Dans ce but, nous examinerons l'influence de l'adaptation préalable et le rôle de la luminance des signaux sur la sensibilité chromatique au rouge.

Comme nous l'avons déjà indiqué, on attribue aux seuls cônes rétiniens, les fonctions de réception en vision chromatique.

Si chez le Chat, cette sensibilité spécifique au rouge n'est pas un artefact, si elle constitue une vision chromatique vraie, elle dépend très certainement de l'excitation de ces photorécepteurs diurnes.

Il nous faudra donc démontrer que, chez le Chat, la vision au rouge n'est effective que pour de fortes excitations lumineuses, et qu'elle est totalement absente dans un environnement scotopique; on sait en effet, qu'aux très faibles éclairements nous ne percevons pas les couleurs, parce que les cônes ne sont pas stimulés; seuls sont excités les bâtonnets qui ne nous permettent de percevoir que des différences de luminance.

1) PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

Nous avons utilisé 4 Chattes qui ont déjà servi dans des expériences antérieures, et qui ont présenté une bonne vision du rouge.

Les animaux subissent une adaptation préalable d'une demi-heure soit à l'obscurité totale pour les expériences qui ont lieu dans un environnement scotopique, soit à des éclairements correspondant à l'énergie lumineuse variable des signaux expérimentaux.

Des lampes de microscopie servent de sources de lumière, et l'intensité lumineuse est graduée grâce à l'adjonction de filtres neutres. On oppose entre eux les filtres interférentiels 625 mμ et 505 mμ.

Pour chaque condition expérimentale, l'énergie du signal rouge qui est le signal positif, reste constante. La phanie du signal bleu est soit égale à celle du signal rouge, soit varie fortuitement autour du point d'isophanie.

Les conditions d'adaptation préalable varient journellement de façon aléatoire. Notre but est de chercher à éviter les névroses expérimentales qui pourraient intervenir chez les sujets à la suite de choix trop difficiles ou même impossibles (cas des expériences ayant lieu à l'obscurité).

Pour chaque situation expérimentale, et pour chaque animal, nous avons effectué une moyenne de 500 essais, à raison de 30 par jour.

2) RESULTATS.

Ils sont consignés dans le tableau ci-dessous :

Adaptation préalable en lumière blanche (lux)	Luminance du signal rouge (nits)	Pourcentage de choix à la couleur	Niveau d'adaptation
0	1/1000	50	scotopique
0	1,59	65,6	mésopique
20	7,95	67,1	mésopique
1.000	17,50	79,7	photopique
1.000	425,40	84,2	photopique
1.000	1.909,80	indéterminé	« éblouissement » *

Ils sont résumés dans la figure 23.

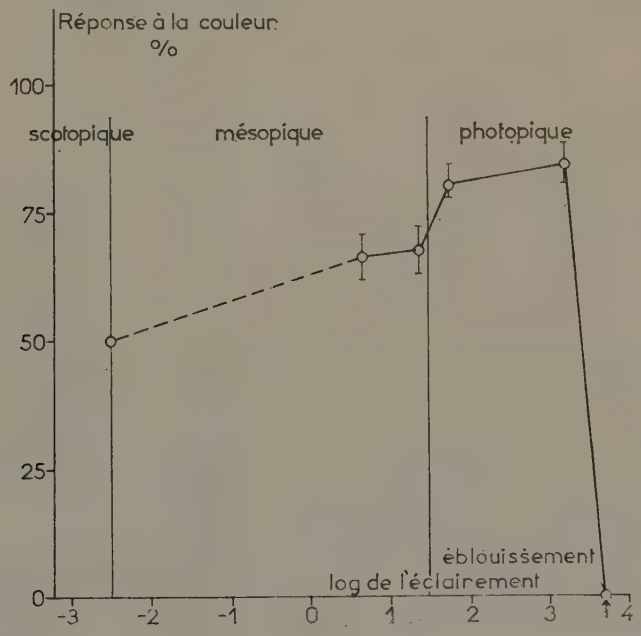


Fig.23

Fig. 23. — *Discrimination du rouge, en fonction de l'illumination et de l'adaptation préalable. — En abscisses, logarithme de la luminance des signaux (échelle arbitraire) ; la flèche signale le niveau à partir duquel l'éblouissement empêche la performance. En ordonnées, pourcentage de réponses correctes fondées sur la couleur.*

(*) « éblouissement » : nous mettons ce terme entre guillemets, car du point de vue physiologique, nous ne savons pas exactement ce qu'il veut dire ; nous avons remarqué que les animaux refusent de participer aux expériences pour des intensités lumineuses nettement inférieures à celles qui mettraient les bâtonnets hors circuit, et qui ne sont pas encore assez fortes pour « éblouir » l'œil humain.

Nous pouvons en tirer les conclusions suivantes :

a) Dans des conditions scotopiques d'adaptation et d'expérimentation, les animaux opèrent toujours leurs choix au hasard, et jamais selon le chroma des signaux.

b) Dans des conditions mésopiques d'adaptation, on observe un choix du signal d'après la couleur, significativement différent d'un choix au hasard.

c) Enfin, la vision du rouge s'améliore dans les conditions photopiques d'adaptation et d'expérimentation, mais jusqu'à une certaine intensité lumineuse de 2.000 nits environ, pour laquelle les Chats sont éblouis et refusent alors de participer aux expériences.

Ces résultats sont en partie comparables à ceux que l'on observe chez l'Homme : pas de sensibilité chromatique en vision scotopique, celle-ci ne se manifeste que pour des intensités lumineuses mésopiques et surtout photopiques.

Ils apportent la preuve que la discrimination chromatique du Chat est effectivement liée à la stimulation des cônes rétiniens, comme c'est le cas chez les animaux doués d'une bonne vision des couleurs ; mais à l'inverse de ces derniers, elle se limite à la perception des grandes longueurs d'onde.

ACUITE VISUELLE DU CHAT.

On attribue aux cônes rétiniens le pouvoir de discerner les formes, et plus spécialement les détails ; une bonne vision chromatique s'accompagne généralement d'une fine acuité visuelle ; c'est le cas pour le Spermophile. A l'inverse, la Souris, qui est aveugle aux couleurs, possède une mauvaise acuité. Chez l'Homme, l'acuité est très bonne au niveau de la fovea, et elle diminue rapidement vers la périphérie de la rétine. Ce parallélisme entre vision des formes et vision des couleurs ne repose cependant pas sur un même mécanisme : si dans la vision des couleurs ce sont les pigments des cellules réceptrices primaires et leur pluralité qui sont en cause, c'est le type d'organisation rétinienne lui-même qui est responsable de la vision des formes. En effet, celle-ci dépend essentiellement du degré de convergence des photorécepteurs sur les bipolaires, et des bipolaires sur les ganglionnaires. Chez l'Homme, la bonne acuité foveale est due aux relations quasi caténaires entre les trois étages cellulaires de la rétine. La bonne acuité visuelle du Spermophile est également à mettre au compte de l'absence de convergence des photorécepteurs sur les bipolaires et les ganglionnaires.

Chez le Chat, le problème de son acuité restait posé. Nous verrons plus loin que la convergence sur les cellules nerveuses de la rétine est très forte, au niveau des bipolaires, mais surtout sur les ganglionnaires. Nous ne pensons donc pas découvrir une bonne acuité visuelle chez cet animal.

A. — PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

Nous avons utilisé la « méthode du vernier » qui permet de mesurer l'acuité d'alignement et qui chez l'Homme donne les résultats les plus fins.

Le Chat apprend à discerner entre elles une droite verticale qui constitue le signal positif, et deux demi-droites que l'on peut rapprocher l'une de l'autre jusqu'à n'en faire plus qu'une seule et qui indique le côté non récompensé.

Notre but est de rechercher la distance minimale comprise entre les deux demi-droites que le Chat est capable de percevoir. L'animal opère toujours son choix à trois mètres se distance des signaux. Le minimum separabile est donné

par l'angle α # tg $\alpha = \frac{\text{distance ab}}{3 \text{ mètres}}$. La luminance des deux plages est identique. Les signaux sont constitués par des plaques en verre dépoli sur lesquelles sont collées des bandes de papier noir. Cette méthode est préférable à celle qui utilise des fentes lumineuses car elle évite la diffraction de la lumière. Pour faire varier la distance ab du signal négatif, on utilise tout un jeu de plaques sur lesquelles l'écartement entre les deux demi-droites est de plus en plus réduit. Afin que le Chat effectue son choix à 3 mètres de distance des signaux, notre appareil a subi certains aménagements. Entre l'appareil et le tabouret de départ, le Chat saute sur une grande table munie d'une séparation qui lui interdit de passer d'un compartiment à l'autre (schéma, fig. 24).

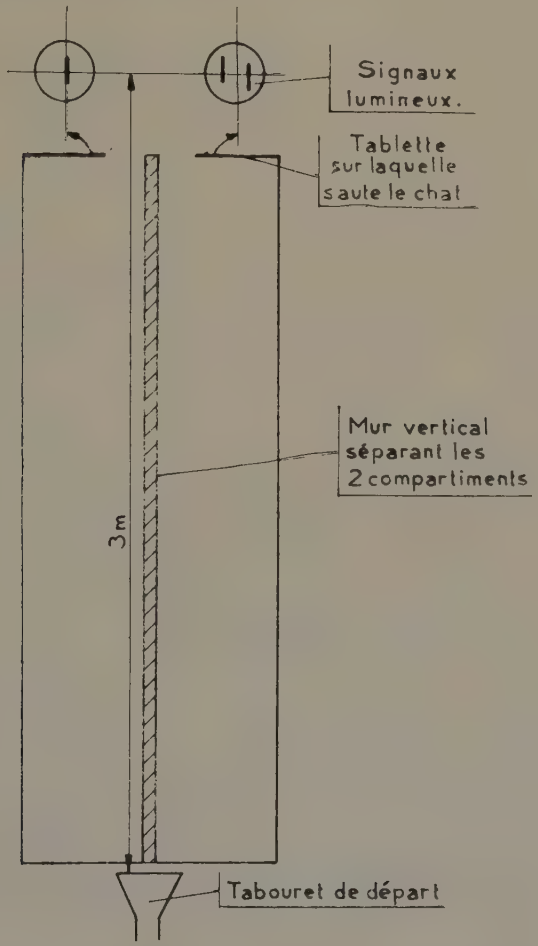


Fig. 24. — *Schéma indiquant les modifications apportées à l'appareil à choix pour tester l'acuité visuelle du Chat, à une distance constante de 3 mètres des signaux.*

Les signaux sont distribués en succession forfuite suivant des séries établies par « pile ou face ».

Cette étude sur l'acuité visuelle du Chat a été menée avec quatre Chattes adultes. On procède à 30 essais par jour et par animal. Avant les essais proprement dits, chaque Chat est adapté pendant une demi-heure à la luminance des signaux expérimentaux.

B. — RESULTATS.

L'écartement ab du signal négatif est très grand au cours de la phase préliminaire de l'apprentissage. Celle-ci est fort longue, contrairement au conditionnement à la luminance qui ne nécessite qu'une trentaine d'essais.

Lorsque l'apprentissage est acquis, nous mesurons le minimum separabile en fonction de l'énergie lumineuse.

Dans chaque cas, nous avons recherché l'écartement ab minimum encore discerné par le Chat. L'angle α est calculé par interpolation linéaire à 65 p. cent de choix corrects (voir fig. 25). Nous avons procédé à 100 essais au moins pour chaque intensité lumineuse et pour chaque angle α considéré.

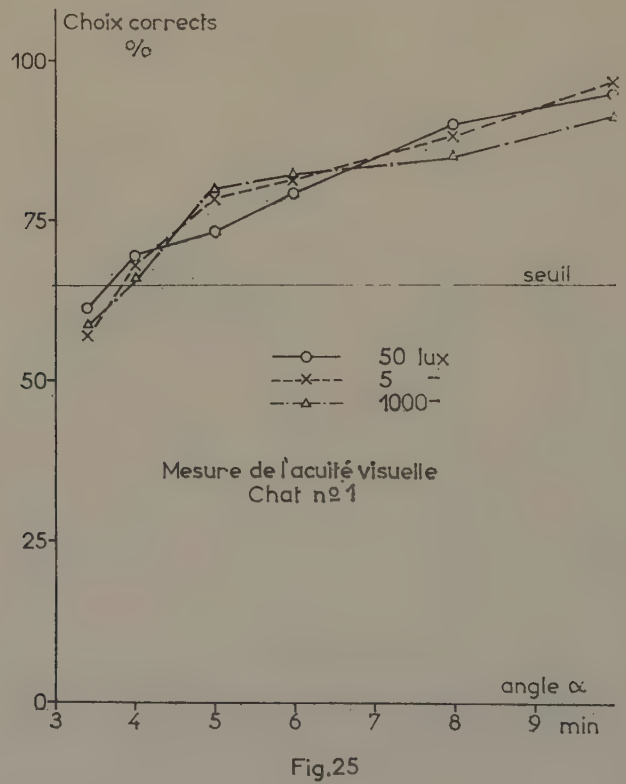


Fig. 25. — *«Minimum separabile» du Chat mesuré en minutes d'arc pour différents éclairements (5 lux, 50 lux, 1.000 lux). — Pourcentage de choix corrects en fonction de l'angle α.*

Les résultats sont consignés dans le tableau ci-dessous.

Angle α (en minutes d'arc)				
Chat	0,5 lux	5 lux	50 lux	1.000 lux
n° 1	9,3	3,7	3,5	3,9
n° 2	11,5	4,5	3,9	4
n° 3	12,1	4,1	5,4	3,8
n° 4	11,2	4,3	4,1	4,1
moyenne $\bar{x}$	11,0	4,1	4,2	3,9
acuité $\frac{1}{x}$	9,09	24,3	23,8	25,6

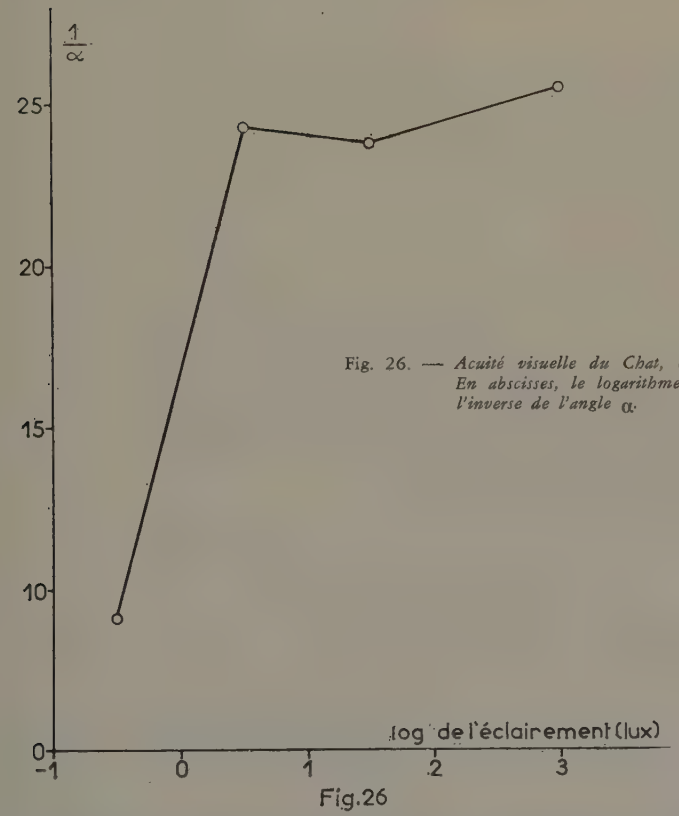


Fig.26

Fig. 26. — *Acuité visuelle du Chat, en fonction de l'éclairement. — En abscisses, le logarithme de l'éclairement ; en ordonnées, l'inverse de l'angle* α.

Ces données sont représentées dans la figure 26. En ordonnées, l'inverse de l'angle α qui mesure l'acuité visuelle ; en abscisses, l'énergie lumineuse des signaux en lux (unités logarithmiques).

Nous pouvons en tirer les conclusions suivantes :

1) Les valeurs sont très homogènes pour les différents animaux ; cela tient vraisemblablement à l'âge relativement identique des quatre Chats qui avaient tous environ 3 ans au début de cette série expérimentale, et dont 2 provenaient de la même portée.

2) L'acuité visuelle du Chat est de 11' pour un éclairement de 0,5 lux ; elle est de 4' pour des énergies comprises entre 5 et 1.000 lux. Dans des conditions expérimentales analogues, elle est de 4'' chez l'Homme, pour un éclairement de 50 lux d'après nos propres constatations. L'acuité visuelle du Chat est donc médiocre. Elle est cependant supérieure à celle d'autres animaux nocturnes comme le Rat, dont le minimum separabile est de 26' (WALLS, 1942).

3) Dans le cas du Chat, on peut donc supposer qu'il y a une convergence moins forte des cellules visuelles sur les bipolaires et les ganglionnaires que celle qui existe chez des animaux plus strictement nocturnes comme le Rat ou la Souris, et dont l'acuité est plus mauvaise.

4) On n'observe pas de variations significatives dans la valeur du minimum separabile mesuré dans les conditions mésopiques et photopiques d'éclairement ; il s'abaisse cependant pour des énergies lumineuses plus faibles. Ce fait tendrait à mettre en évidence le dualisme fonctionnel de la rétine du Chat. Pour des éclairements faibles, seuls les bâtonnets seraient stimulés, et l'acuité visuelle resterait peu élevée ; par contre pour des énergies lumineuses plus importantes qui agiraient à la fois sur les deux sortes de photorécepteurs, elle serait nettement meilleure. L'acuité visuelle ne s'améliore pas avec l'éclairement dans les conditions photopiques comme c'est le cas chez l'Homme. Cette donnée va dans le sens de notre hypothèse exposée dans les chapitres précédents : cônes et bâtonnets qui convergent sur les mêmes cellules bipolaires sont stimulés simultanément, et l'excitation des cônes est noyée par celle des bâtonnets. Les intensités lumineuses utilisées sont trop faibles pour déconnecter les cellules réceptrices nocturnes ; nous avons vu que celles qui permettraient de mettre les bâtonnets hors jeu, ne peuvent être utilisées dans des expériences de comportement, car elles éblouissent les animaux. Sans doute aurait-il été intéressant de ne stimuler que les cônes : la convergence sur les bipolaires aurait alors été réduite, et de ce fait, l'acuité visuelle aurait sans doute été meilleure.

La mauvaise acuité du Chat que nous venons de mettre en évidence, n'est pas faite pour nous surprendre ; le Chat n'est pas un visuel ; comme l'avait déjà remarqué ROCHON-DUVIGNEAUD, pour s'orienter, cet animal se sert davantage de son ouïe et de ses vibresses que de sa vue.

DONNEES HISTOLOGIQUES.

Dans les chapitres précédents, nous avons vu que le rôle fonctionnel des cônes, de la rétine du Chat peut être mis en évidence dans certaines conditions expérimentales. Notre but, est de rechercher maintenant quels sont la répartition et le pourcentage de ces photorécepteurs diurnes.

La topographie des différents éléments cellulaires rétiniens est très mal connue, et n'a jamais été étudiée systématiquement comme celle de la Souris et du Spermophile. Dans l'introduction, nous avons déjà indiqué que nous n'avons pas pu trouver dans l'énorme littérature consacrée à la vision du Chat, une étude histologique précise sur la nature exacte de ses photorécepteurs, la proportion des cônes rétiniens et leur distribution ; aucune photo, aucun dessin n'illustre les rares travaux existants.

La présence d'une fovea est fort controversée : à la suite de GANSER (1882), CHIEVITZ (1891) a décrit chez le Chat une area ronde, non visible à l'œil nu, et localisée du côté temporal par rapport à la sortie du nerf optique. Selon KRAUSE (1891) le Chat possèderait une fovea aussi bien qu'une area. La présence de cette fovéa a été confirmée par ABELSDORFF (1903) et KOLMER (1936). Mais SLONAKER (1907) ne la retrouve pas ; il observe seulement un rétrécissement général dans la région indiquée, qui serait dû plutôt, à la présence du tapis situé immédiatement derrière.

THIEULIN (1927) note qu'il existe à 3 mm en dehors de la papille, et sur la ligne tangente à son bord supérieur, une surface large de 1 mm, qui ne contient que des cônes. De plus, le rapport cônes/bâtonnets serait égal à 1/20 à l'équateur, à 1/25 à la périphérie. Nous avons repris entièrement ce problème pour en faire une étude systématique.

Nous avons utilisé diverses colorations, à l'hémalun-éosine d'abord, qui donne d'assez bons résultats ; nous lui avons préféré cependant, la coloration à l'hématoxyline ferrique, dont la propriété principale est d'être une coloration nucléaire spécifique. Par contre, nous avons rejeté les techniques de coloration au Giemsa et au Suiza, malgré les indications qu'avait données KOLMER en son temps (1933).

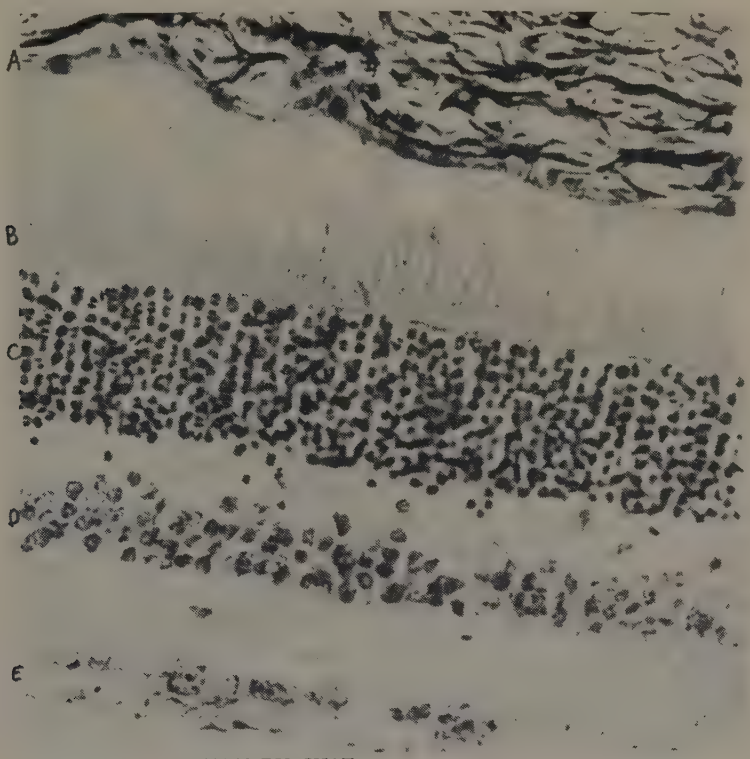
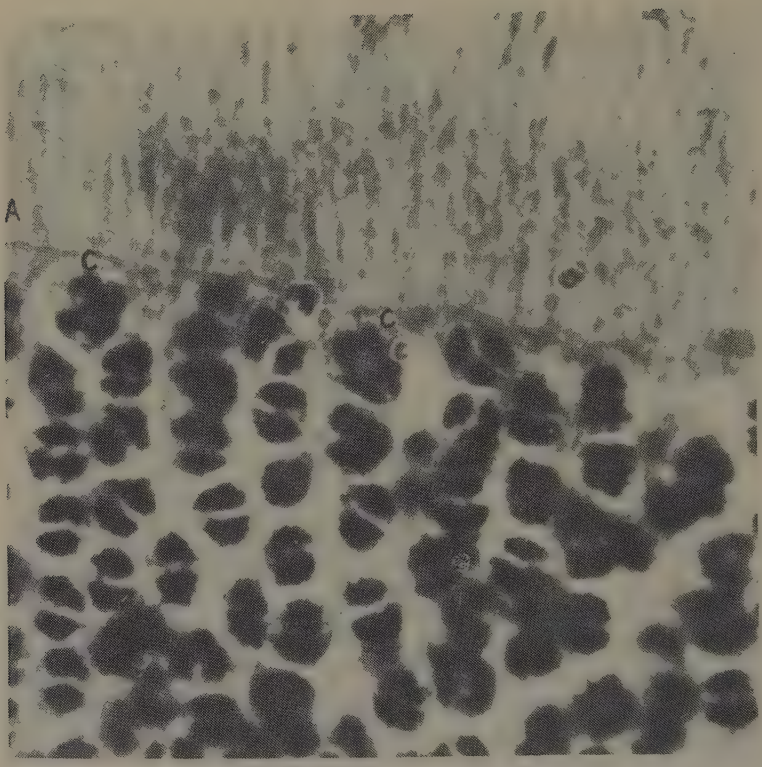


Fig. 27. — RETINE DU CHAT.
A. — b) *Tapetum lucidum.* a) *Articles externes des photorécepteurs.* b) *Couche de grains externes (noyaux des cônes et des bâtonnets).* d) *Couche de grains internes (noyaux des cellules bipolaires).* e) *Ganglionnaires.*



B. — *Couche des grains externes :* a) *Articles externes des photorécepteurs. On remarque nettement contre la limitante externe 2 noyaux de cônes* (c) *au milieu des noyaux de bâtonnets.*

Dès notre première observation, nous avons remarqué qu'il nous était absolument impossible d'identifier le segment externe des cônes, quelle que fût la coloration utilisée : la frange des articles externes des bâtonnets est si serrée, et chaque élément tellement fin, qu'on ne peut pas discerner avec certitude l'article externe des cônes. De plus, selon LEACH, MARRIOT et MORRIS (1961) la densité des bâtonnets serait de 50×10^6 par cm^2, alors qu'elle ne s'élèverait qu'à 15×10^6 chez l'Homme. Le problème revient donc à repérer dans la granuleuse externe, les noyaux des cônes et ceux des bâtonnets.

On sait en effet, que la chromatine est répartie de façon différente dans les noyaux de ces deux sortes de photorécepteurs : la chromatine des bâtonnets est séparée en deux grosses mottes, tandis que celle des cônes est réduite en de multiples grains très fins (fig. 27).

Il est donc relativement simple d'effectuer un comptage des noyaux des cônes dans différentes régions rétiniennes, et d'établir ensuite une carte de leur répartition.

Nous avons remarqué que les noyaux des cônes étaient toujours situés dans la première assise nucléaire, tout contre la limitante externe, et qu'on ne les retrouvait pas dans les couches plus profondes. Ils sont généralement plus gros que les noyaux des bâtonnets ; leur identification est donc relativement rapide et aisée.

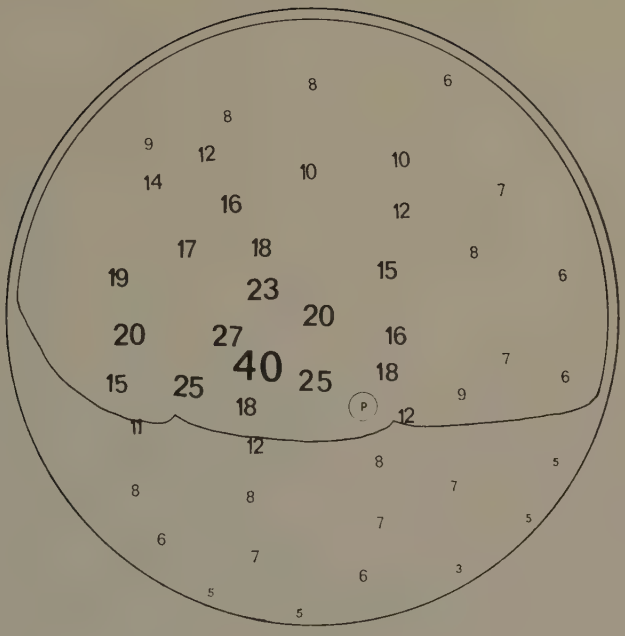


Fig. 28

Fig. 28. — *Répartition topographique des cônes rétiniens. Les chiffres indiquent le nombre de cônes pour 1.000 bâtonnets. On a marqué l'emplacement du tapis — P : papille. — Les cônes sont plus nombreux dans la zone temporale que nasale, et dans celles contenant du tapis. L'area centralis où la concentration des cônes est la plus importante, est située à 3,5 mm de la papille dans la zone temporale.*

Les coupes ont 5 µ d'épaisseur. Sur l'ensemble des coupes sériées, nous en étudions une sur vingt à la périphérie, une sur dix dans la région centrale. Sur chaque coupe nous avons examiné quatre régions rétiniennes différentes, deux zones centrales de part et d'autre du nerf optique, et deux régions périphériques l'une temporale, l'autre nasale.

Nos résultats sont résumés dans la carte ci-dessous (fig. 28). Les chiffres indiquent le nombre de cônes pour 1.000 bâtonnets, environ.

Nous pouvons en tirer les conclusions suivantes :

1) les cônes sont plus nombreux dans les régions où il y a du tapis que dans celles qui en sont dépourvues. Ils sont donc particulièrement rares dans la région inférieure où le tapis n'existe pas.

2) le pourcentage de cônes est moins élevé à la périphérie que dans la région centrale. On en trouve très peu dans la région nasale.

3) à 1,5 mm au-dessus de la papille, et à 3 mm dans la région temporale, il existe une région de 1,3 mm de diamètre environ, dans laquelle la concentration des cônes est plus importante qu'ailleurs. La proportion des cônes par rapport

aux bâtonnets est de 1/25 dans cette zone privilégiée, alors qu'elle n'est que de 1/50 autour du nerf optique, et moins de 1/100 à la périphérie.

Nos données infirment celles de THIEULIN (1927) pour qui, cette région contenait exclusivement des cônes.

L'emplacement de cette zone correspond à celui de l'area centralis décrit par CHIEVITZ, et retrouvé par BISHOP et coll. (1962) dans une étude ophtalmoscopique du fond d'œil. Selon ces derniers auteurs, cette aire pourrait être considérée comme point de fixation du regard. La fovea humaine constitue également le point de fixation du regard. Mais pouvons-nous identifier cette area à une fovea véritable, comme l'ont soutenu KRAUSE et KOLMER ?

Certainement pas et ceci pour diverses raisons :

1) éthymologiquement fovea veut dire « fosse » ; or sur nos coupes nous ne retrouvons pas de dépression comparable à celle qui correspond à la fovea humaine.

2) à ce niveau, il n'existe pas non plus un amincissement des structures rétiniennes, dû à l'absence des couches sous-jacentes à celle des photorécepteurs.

3) classiquement, une fovea ne possède que des cônes ; chez le Chat, l'area comprend à la fois les deux sortes de photorécepteurs ; bien que l'on y trouve une concentration des cônes supérieure à celle qui existe à la périphérie, les bâtonnets restent cependant les plus nombreux.

4) chaque cône est relié individuellement à une cellule bipolaire puis à une cellule ganglionnaire dans une vraie fovea ; on n'y observe donc pas de convergence des cellules réceptrices sur les cellules nerveuses.

Dans l'area du Chat, le nombre des cellules ganglionnaires est bien légèrement supérieur à celui trouvé dans les autres parties de la rétine, la convergence des cellules réceptrices sur les cellules sous-jacentes reste néanmoins très grande.

Il n'existe donc pas de fovea, même rudimentaire, chez le Chat. On observe seulement une petite région dans laquelle le pourcentage des cônes est deux à quatre fois plus important qu'ailleurs ; cette area centralis constitue le point de fixation du regard.

Une area de ce type n'existe pas chez les animaux typiquement nocturnes comme le Rat ou la Souris.

Du point de vue évolutif, peut-on considérer la rétine du Chat comme une étape intermédiaire entre la rétine nocturne (type Souris) sans fovea, et la rétine à la fois diurne et nocturne, comme celle de l'Homme ou du Chimpanzé, qui présente une région privilégiée ne comportant que des cônes et constituant le point de fixation du regard ?

SIGNIFICATION BIOLOGIQUE DE LA LUMIERE POUR LE CHAT.

Le Chat n'est pas un visuel. Comme l'avaient déjà signalé de nombreux auteurs, il se sert essentiellement de son audition et de ses vibrisses pour se diriger.

Nous avons montré que son acuité visuelle est mauvaise et que sa vision chromatique est très fruste, ou difficile à mettre en évidence, ce qui nous permet de penser qu'il ne s'en sert point dans des conditions naturelles de vie.

Dans cette partie de notre travail, notre but est de rechercher quel est le rôle de la lumière sur son activité ; le chat sauvage est généralement considéré

comme un animal nocturne (1) et la structure de son œil est parfaitement adaptée à la vision scotopique.

Cette étude se heurte à beaucoup de difficultés, car le Chat est un animal domestique, et l'on ne connait pas l'importance de la domestication.

Nous avons néanmoins voulu connaître l'influence de la lumière sur le rythme nycthéméral du Chat.

Nous avons utilisé l'actographe que nous avons décrit dans l'introduction. Cet appareil est situé dans une cave, où la température est constante 17° ± 1°; le degré d'humidité relative varie entre 55 et 60 p. cent, et il n'y arrive relativement que très peu de bruits.

Pour éviter la formation d'habitudes temporelles, le Chat est nourri tous les jours en abondance, au-delà de ses besoins, et à des heures très variables.

A. — PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

Ces expériences ont porté sur 5 Chattes dont 4 provenaient de notre propre élevage. Ces Chats vivaient au laboratoire depuis trois ans, et ont participé aux expériences sur la vision des couleurs. Le cinquième a été capturé à la campagne, où il devait seul subvenir à ses besoins.

Pour chacun des 5 animaux, nous avons procédé à des enregistrements actographiques portant sur le rythme d'éclairement normal, 12 heures de lumière, 12 heures d'obscurité, sur le rythme d'éclairement inversé, et sur le rythme d'éclairement continu. Chacun de ces trois types d'expériences a duré un mois environ, pour chacun des 5 animaux.

B. — RESULTATS.

Ils sont résumés dans le tableau ci-dessous: les chiffres indiquent le pourcentage d'activité par rapport à la durée totale de la période considérée.

Nos résultats permettent de faire les constatations suivantes: le Chat n° 5 présente un rythme polyphasique d'activité, et semble aussi actif le jour que la nuit. Le fait d'inverser l'éclairement ou de soumettre l'animal à un éclairage continu, n'influe ni sur le taux, ni sur la périodicité de son activité (fig. 29).

Chats	Rythme normal		Rythme inversé		Jour continu	
	Jour	Nuit	Jour	Nuit	Jour	Nuit
1	55,2	15,7	33,1	16,3		
2	37,8	20	33,4	19,2		
3	33,1	18,9	36,2	18,8	36,8	18,4
4	36,4	21	34,2	18,7	35,7	20,3
5	15,9	16,1	14,6	14,6	18,6	17,8

(1) Ce fait nous a été confirmé par deux chasseurs et un garde-forestier.

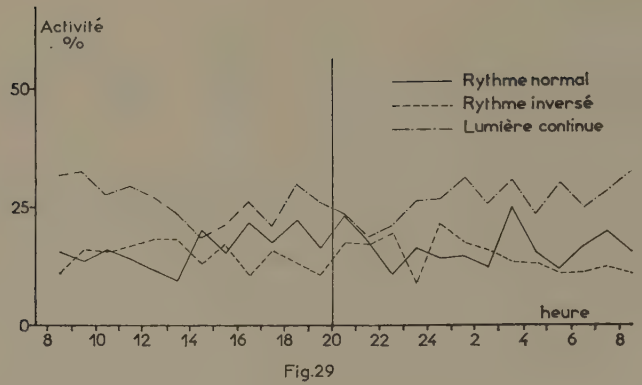


Fig.29

Fig. 29. — *Evolution de l'activité du Chat en fonction de l'heure dans 3 situations expérimentales différentes : 1) rythme d'éclairement normal (12 h. de lumière, 12 h. d'obscurité) (traits pleins). 2) rythme inversé (pointillés). 3) rythme supprimé (éclairement continu (traits points). — En abscisses, l'heure ; en ordonnées, le pourcentage de l'activité. — Chat polyphasique, aussi actif le jour que la nuit ; rythme indépendant de l'éclairage ambiant.*

En ce qui concerne les quatre autres animaux, les résultats sont légèrement différents, et furent pour nous inattendus. Les Chats sont plus actifs le jour que la nuit (fig. 30) ; bien que polyphasiques, ils présentent un rythme à prédominance nettement diurne (avec de légères pointes de mobilité nocturne). Pour une illumination normale, le taux d'activité diurne est deux fois plus important que le taux de mobilité nocturne. La périodicité de l'activité reste inchangée lorsqu'on inverse le rythme d'éclairement, ou lorsqu'on le supprime, et que l'on place les animaux dans un éclairage continu. Elle ne semble donc absolument pas influencée par l'éclairage ambiant.

Il nous faut naturellement être très prudent pour tirer des conclusions à partir de ces données, qui ne constituent qu'une première approche ; cette étude devra être reprise sur un plus grand nombre d'animaux, des nouveaux-nés principalement, et pendant un temps beaucoup plus long.

Cependant la durée de l'expérimentation, un mois par animal et par condition d'éclairement, ainsi que l'homogénéité des résultats, peuvent nous permettre d'émettre certaines hypothèses quant au rôle de la lumière sur le rythme du Chat.

Il semble bien que la lumière n'intervient pas dans le déterminisme du rythme d'activité du Chat domestique. Celui-ci présenterait une ébauche d'adaptation au régime quotidien de l'Homme. Ces résultats sont comparables à ceux de SZYMANSKI (cité par CLAPAREDE, dans le nouveau Traité de DUMAS). Selon cet auteur, le Chat possèderait un rythme d'activité polyphasique, c'est-à-dire qu'il présenterait une alternance de phases de repos et de mobilité ; les phases de repos étant toujours plus longues que celles de mobilité. Mais bien que polyphasique, le Chat dormirait au total plus la nuit que le jour. Pour SZYMANSKI,

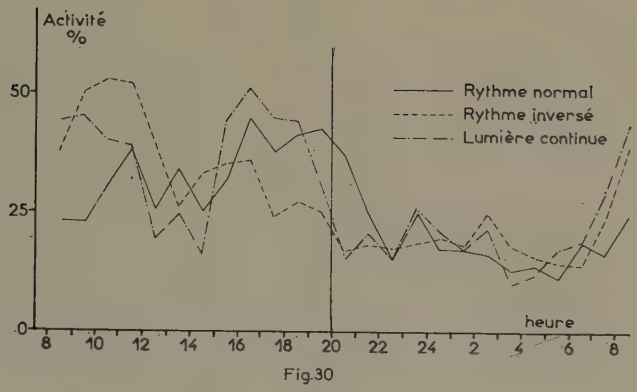


Fig.30

Fig. 30. — *Evolution de l'activité du Chat en fonction de l'heure, dans trois situations expérimentales différentes ; 1) rythme d'éclairement normal (12 h. de lumière, 12 h. d'obscurité) (traits pleins) ; 2) rythme inversé (pointillés) ; 3) rythme supprimé (éclairement continu) (traits-points). — En abscisses, l'heure ; en ordonnées le pourcentage de l'activité. — Chat polyphasique avec prédominance diurne ; rythme indépendant de l'éclairage ambiant.*

les animaux polyphasiques, à l'inverse des monophasiques, ne sont pas des « optiques », c'est-à-dire que pour eux l'adaptation au monde extérieur ne se fait pas principalement par la vue.

La lumière constitue sans doute un facteur qui régit leur activité, mais il n'en est pas le facteur dominant. Elle pourrait constituer un signal moins important que le bruit ou les habitudes de vie.

Nos conclusions confirment tout à fait les données anciennes de SZYMANSKI, mais s'accordent cependant assez mal avec celles d'ASHOFF ; pour cet auteur, l'éclairement est considéré comme le « Zeitgeber » déterminant du rythme d'activité des espèces animales aussi bien diurnes que nocturnes. Or chez le Chat domestique, il semble jouer un rôle plus secondaire.

L'explication la plus simple est à rechercher très certainement dans la domestication. Les observations sur les Félidés, le Chat sauvage en particulier, témoignent qu'à l'origine, le Chat était un animal nocturne, la structure de son œil adapté à la vie à l'obscurité en est une preuve complémentaire. La domestication qui a consisté pour une grande part, à adopter le rythme de vie diurne de l'Homme, a sans doute sérieusement perturbé ce rythme inné. Mais ceci demande à être confirmé par des études complémentaires.

Le but essentiel de ce travail était de connaître le rôle de l'éclairement sur l'activité du Chat, ainsi que sa signification biologique. Il semble que la lumière ne joue qu'un rôle bien modeste et constitue un facteur moins important que le bruit ou les habitudes acquises.

Ce travail est une confirmation indirecte de notre étude sur la vision chromatique ; il aurait sans doute été étonnant de déceler une bonne vision des couleurs chez un animal qui reste aussi indifférent au rythme d'éclairement lui-même.

DISCUSSION DES RESULTATS.

Les principaux résultats que nous avons obtenus sont les suivants :

I. — La sensibilité visuelle spectrale du Chat culmine à 500 mμ, dans les conditions scotopiques et les conditions photopiques d'éclairement.

Nous l'avons mis en évidence avec des méthodes comportementales ainsi qu'à l'aide de méthodes électrorétinographiques.

La courbe de sensibilité photopique présente une extension et un relèvement du côté des grandes longueurs d'onde.

II. — Pour ces longueurs d'onde extrêmes, et pour elles uniquement, nous avons décelé une certaine sensibilité fondée sur la couleur ; le Chat ne reconnaît pas les autres radiations d'après leurs qualités chromatiques.

Cette vision du rouge est très fruste, difficile à mettre en évidence, elle demande au moins 2.000 essais expérimentaux ; mais elle s'améliore à mesure que l'on se rapproche du rouge le plus extrême.

La limite du spectre perçue chromatiquement est difficile à préciser, elle se situe autour de 590 mμ environ.

III. — Nous avons montré que cette sensibilité chromatique, bien que très rudimentaire, est néanmoins liée à la stimulation des cônes rétiniens, car elle n'apparaît que dans un environnement photopique et mésopique, et ne se manifeste pas dans des conditions scotopiques d'éclairement.

IV. — L'acuité visuelle du Chat est médiocre ; elle augmente légèrement avec l'éclairement puis reste stationnaire à 4'. Comme les précédentes, ces expériences traduisent la dualité fonctionnelle de la rétine de cet animal.

V. — Celle-ci repose sur une dualité morphologique des photorécepteurs dont nous avons étudié la répartition et le pourcentage respectif, ainsi que le degré de convergence sur les cellules bipolaires.

Les cônes sont peu nombreux, cent fois moins que les bâtonnets pour l'ensemble de la rétine, et ils convergent avec eux sur les mêmes bipolaires. Il n'existe pas de fovea chez le Chat, mais une petite area de 1,3 mm de diamètre, située dans la région temporale, pouvant être considérée comme point de fixation du regard ,et où les cônes sont quatre fois plus denses que dans les autres régions rétiniennes.

VI. — Les expériences actographiques nous ont montré que le rythme d'activité du Chat domestique est polyphasique, avec cependant une nette prédominance diurne. Mais la lumière ne semble pas être un facteur essentiel contrôlant ce rythme ; le bruit et les habitudes de vie acquises jouent certainement un rôle plus important dans son déterminisme.

En considérant ces données, comment pouvons-nous rendre compte de la vision chromatique spécifique du rouge chez le Chat ?

Il ne fait pas de doute que la courbe de sensibilité spectrale de type scotopique que nous avons mise en évidence, est due à la décomposition de la rhodopsine contenue dans les bâtonnets.

La courbe de sensibilité photopique a été obtenue à partir d'intensités lumineuses qui stimulent à la fois cônes et bâtonnets. Nous avons vu que nos méthodes ne permettent pas l'emploi d'éclairements assez intenses pour mettre les récepteurs rétiniens scotopiques hors circuit, les animaux étant déjà éblouis pour 6.000 lux. La courbe photopique traduit donc l'excitation simultanée des cônes et des bâtonnets, qui convergent sur les mêmes cellules nerveuses.

En tenant compte de ces faits, nous pouvons constater que l'activité des cônes existe bien, mais qu'elle est masquée sur presque toute l'étendue du spectre visuel, par celle des bâtonnets qui sont bien plus nombreux. Ce n'est que dans la région des longueurs d'onde extrêmes, pour laquelle les bâtonnets ne sont plus stimulés, que l'on peut déceler cette action spécifique des cônes.

Ainsi le décalage photopique atypique que nous avons obtenu constituerait l'image incomplète d'un phénomène de Purkinje typique, qui ne peut pas se manifester dans sa totalité dans nos conditions d'illumination expérimentales.

Sans doute, pour des intensités lumineuses plus élevées (20.000 lux) pour lesquelles les bâtonnets seraient « déconnectés », pourrions-nous déceler une courbe photopique classique traduisant la seule activité des cônes. La méthode électrorétinographique, qui ne présente pas de telles limitations, apporte de sérieuses confirmations à notre thèse : citons à nouveau les travaux de BARLOW et coll. qui ont démontré que les cellules ganglionnaires du Chat présentaient un tel décalage de Purkinje.

Mais la confirmation la plus nette, nous est donnée par les travaux de DODT et coll. ; pour des intensités lumineuses de stimulation très élevées, et grâce à la méthode du S.L.I., ces auteurs ont décelé une courbe de sensibilité photopique typique qui culmine à 560 mμ, et qui correspondrait au dominateur de GRANIT.

Mais pour des éclairements nettement moins forts, bien qu'encore diurnes, la courbe de visibilité photopique n'est plus décelable. Elle ne se manifeste que dans la zone des grandes longueurs d'onde, entre 552 et 673 mμ.

Ces données sont tout à fait comparables à celles que nous avons obtenues. Ces mêmes auteurs ont encore mis en relief l'activité propre des cônes, en démontrant l'existence de lois de variation différentes de la fréquence critique de fusionnement pour les cônes et pour les bâtonnets, en fonction de l'intensité lumineuse de stimulation.

C'est à partir de ces bases, que nous tentons d'expliquer la réactivité différentielle au rouge, et au rouge uniquement.

Nous avons montré qu'elle constituait une réponse spécifique des cônes, puisqu'elle n'apparaissait que dans un environnement photopique ou mésopique.

Cette hypothèse est encore étayée par le fait que cette sensibilité au chroma, se manifeste progressivement à partir de 590 mμ, zone où l'absorption de la rhodopsine n'est plus que de 5 p. cent et qu'elle s'améliore à mesure que l'on se rapproche des grandes longueurs d'onde, c'est-à-dire que l'on s'éloigne davantage de la courbe d'absorption de la rhodopsine.

Selon cette hypothèse, l'on devrait pouvoir augmenter la portion du spectre perçue chromatiquement, en utilisant des énergies lumineuses plus fortes, mais cela nous paraît difficile, si ce n'est impossible dans ce genre d'expériences comportementales.

Certains travaux d'électrophysiologie témoignent en faveur d'une sensibilité chromatique chez le Chat ; nous ne citerons que pour mémoire ceux de LENNOX et MADSEN. Selon INGVAR, élève de GRANIT, la courbe de visibilité photopique qu'il recueille au niveau cortical, présente trois maxima et constituerait la preuve de l'existence d'un mécanisme trichromatique chez le Chat.

A notre avis, dans l'état actuel de nos connaissances, la vision chromatique du Chat peut s'expliquer beaucoup plus simplement que celle de l'Homme, et ne paraît pas impliquer la présence d'un mécanisme trichromatique. Au contraire, tout semble indiquer que c'est un mécanisme plus simple qui est en jeu. Nous pensons pouvoir affirmer que cette discrimination entre les grandes longueurs d'onde, et le reste du spectre, est fondée non sur une dualité intrinsèque au

système photopique, mais sur la banale dualité photopique-scotopique ; elle ne paraît requérir que la présence d'un seul pigment de cônes, et cette discrimination peut s'expliquer tout simplement par les interférences des bâtonnets avec un seul type de cônes.

Mais cette forme fruste et fugace de réactivité différentielle à la longueur d'onde se confond-elle avec une vision discriminative véritable des couleurs ?

Et de façon plus large, ce critère méthodologique de la discrimination indépendante de la luminosité subjective, peut-il suffire pour attribuer au Chat cette « vision discriminative des couleurs » ?

La vision des couleurs chez l'Homme peut être caractérisée à l'aide de critères psychologiques subjectifs et de critères physiologiques :

1) Obtention de toutes les nuances spectrales du visible par le mélange en proportion définies de trois couleurs fondamentales ;

2) Existence de trois couples de couleurs complémentaires, susceptibles de se neutraliser mutuellement par mélange, de se renforcer mutuellement dans le contraste simultané et de s'induire mutuellement dans le contraste successif.

3) Existence d'anomalies de la vision frappant électivement la perception de telle ou telle fondamentale : ces faits sont systématisés dans le cadre du trichromatisme qui postule la présence dans la rétine humaine, de trois catégories de pigments (1), électivement sensibles à l'une ou l'autre des trois fondamentales et restituant, par les interactions de leur excitation simultanée, les impressions correspondant aux couleurs spectrales intermédiaires.

Chez le Chat, les faits que nous avons rappelés ci-dessus, ne peuvent être intégrés dans la systématisation trichromatique. On peut seulement parler d'une réactivité différentielle aux lumières des grandes longueurs d'onde par rapport à toutes les autres lumières ; cette différenciation pouvant être expliquée comme nous l'avons déjà dit, par un mécanisme beaucoup plus simple, plus « économique ». Dans les radiations de λ inférieures à 590 mμ, il n'y aurait pas d'interférences possible entre cônes et bâtonnets vu la communauté de leur courbe de sensibilité spectrale dans cette portion du spectre. Il n'y aurait pas lieu non plus d'envisager une interaction cônes-bâtonnets pour les radiations supérieures à 590 mμ, attendu que les bâtonnets sont insensibles à ces radiations. On peut donc penser que le Chat, dans la mesure où il est capable de distinguer des lumières de grandes longueurs d'onde d'avec des lumières blanches, ou d'avec des lumières de plus courtes longueurs d'onde, y parvient sur la seule base du fonctionnement isolé des cônes d'une part, du fonctionnement conjoint des cônes et des bâtonnets d'autre part, sans qu'il soit besoin d'invoquer l'existence de deux ou trois sortes de cônes. Une preuve en est qu'il n'a pas été possible d'établir une discrimination quelconque entre deux bandes de radiations appartenant à la région spectrale qui va de 590 à 700 mμ.

Il nous semble que pour conclure à une vision discriminative vraie des couleurs dans une espèce animale déterminée, le critère de réactivité différentielle non fondée sur la luminosité subjective est nécessaire, mais non suffisant. Un certain nombre de critères doivent également être mis à l'épreuve : différenciation de plusieurs nuances, obtention d'impressions nouvelles par le mélange de deux radiations, etc...

Selon BARTLEY (1959) il vaudrait mieux ne parler en aucun cas de vision des couleurs chez les animaux, dès que l'on perd le secours de tous les critères

---

(1) La présence du troisième vient d'être démontrée tout récemment par RUSHTON (1964).

subjectifs utilisés en psychophysique et nommer « overt spectral vision » la discrimination de deux signaux ayant des compositions spectrales différentes. Ce n'est sans doute pas la bonne solution ; des études expérimentales comme celles de KÜHN ou de DAUMER ont bien montré qu'il est possible d'établir l'existence d'un sens chromatique véritable chez un animal aussi éloigné de l'Homme que l'Abeille, en utilisant nos critères humains, à condition de les objectiver de façon adéquate. Mais il existe encore dans la littérature toute une série de cas douteux, pour lesquels on s'est contenté du seul critère des variations de la brillance subjective des signaux, comme les Planaires, Crabes, Drosophiles chez les Invertébrés ; le Cobaye et le Chien chez les Vertébrés. Dans tous les cas, il conviendrait de se demander si l'on peut ou non, mettre en évidence des phénomènes de contraste chromatique par exemple, ou définir un système de fondamentales, comme DAUMER l'a fait chez l'Abeille ; compte tenu de nos résultats, ces expériences sont rendues quasi-impossibles à faire avec le Chat, mais il serait sans doute intéressant de les tenter sur le Spermophile.

CONCLUSIONS

Grâce à des techniques de conditionnement basées sur des réactions perceptives de l'animal, nous avons testé la visibilité spectrale et la sensibilité chromatique du Chat, de la Souris et du Spermophile. Nous avons tenté de montrer l'importance des méthodes comportementales dans cette étude.

A. — LE SPERMOPHILE

C'est un animal diurne dont la rétine ne comporte qu'une sorte de photorécepteurs : des cônes.

1) Pour établir la courbe de sensibilité spectrale, nous avons recherché pour chaque animal, le seuil perceptif de vision en fonction de la longueur d'onde ; cette sensibilité liminaire est faible ; la courbe culmine à 550 mμ. Ce maximum reste le même dans un environnement photopique. Le Spermophile ne présente donc pas de phénomène du Purkinje. Ces résultats sont tout à fait en accord avec le principe de la dualité rétinienne et avec les données électrophysiologiques, mais contredisent quelques résultats biochimiques.

2) La reconnaissance des signaux colorés doit s'opérer sur la base de la courbe de sensibilité spectrale acquise précédemment.

Une caractéristique importante de ce chapitre est le nombre extrêmement élevé d'expériences nécessaires pour mettre en évidence la sensibilité chromatique (plus de 1.200 essais). Le Spermophile est capable de discerner entre elles 7 nuances dans le spectre visible ; il reconnait particulièrement le bleu, le vert, le jaune, l'orangé et le rouge. Il discrimine facilement deux nuances de jaune dont la longueur d'onde ne diffère que de 16 mμ (596 et 575 mμ).

Il possède donc une vision des couleurs véritable, mais celle-ci semble moins primitive que la perception de la luminance.

B. — LA SOURIS

Animal typiquement nocturne, la Souris ne possède presque exclusivement que des bâtonnets dans sa rétine.

1) Pour un éclairement scotopique ou photopique, la courbe de sensibilité spectrale se confond avec la courbe d'absorption de la rhodopsine (maximum à 500 mμ). Nous n'observons pas de phénomène de Purkinje. La valeur liminaire de la sensibilité visuelle est très basse, et traduit la seule activité des bâtonnets.

2) Malgré un nombre très important d'essais (3.000) et l'emploi de deux méthodes expérimentales différentes, il nous a été impossible de mettre en évidence une quelconque ébauche de discrimination chromatique.

3) Les Souris dont la rétine est entièrement dépourvue de cellules visuelles photoréceptrices sont néanmoins sensibles à la stimulation photique ; la perception de la lumière se fait par l'intermédiaire de la rétine anormale. Nous avons montré que la sensibilité visuelle spectrale n'est pas différente de celle qui caractérise les Souris normales ; son maximum se situe également à 500 mμ, mais pour chaque longueur d'onde, le seuil absolu est environ 1×10^5 fois élevé chez les Souris anormales que chez les autres. Cette expérience détruit l'hypothèse d'une éventuelle sensibilité dermatoptique au niveau rétinien chez ces Souris « rodless ».

C. — LE CHAT DOMESTIQUE

Il est considéré comme un animal au rythme polyphasique, et dont la rétine mixte comporterait à la fois cônes et bâtonnets.

1) Mais un travail histologique nous a permis d'effectuer un comptage des noyaux des cônes dans la granuleuse interne de la rétine, et de préciser quantitativement les variations spatiales de leur pourcentage. Cette proportion, toujours faible, est de l'ordre de 1/100 du nombre total des photorécepteurs dans les régions marginales de la rétine ; mais à 3 mm en dehors de la papille, et sur la ligne tangente à son bord supérieur, existe une area de 1,3 mm de diamètre où la proportion des cônes atteint 5 p. cent du total. Ce fait semble déboucher sur l'hypothèse d'une aire centrale de fixation, présentant une homologie plus ou moins lointaine avec la tache jaune de l'œil humain. Mais ces photorécepteurs diurnes sont-ils suffisamment nombreux pour que l'on puisse déceler leur activité ?

2) La convergence extrême des photorécepteurs sur les cellules nerveuses de la rétine est responsable de la mauvaise acuité visuelle du Chat. Le minimum separabile, mesuré par « la méthode du vernier », est de 11' pour un éclairement de 0,5 lux ; elle est de 4' pour des énergies comprises entre 5 et 1.000 lux.

3) Le seuil de vision est de 1×10^{-6} nits pour 500 mμ, et c'est pour cette longueur d'onde que la sensibilité spectrale du Chat est la meilleure. Cette valeur liminaire très basse, ansi que la position du maximum de sensibilité démontrent l'activité des bâtonnets rétiniens.

4) Dans un environnement photopique, la courbe de sensibilité spectrale culmine encore à 500 mμ, mas l'allure des deux tracés diffère du côté des grandes longueurs d'onde, où l'on observe une extension et un relèvement de la courbe photopique. Ce phénomène de Purkinje atypique s'explique simplement par la faible proportion des cônes rétiniens, qui n'interviennent que dans la vision d'une région du spectre pour laquelle les bâtonnets ne sont plus stimulés.

5) Une étude électrorétinographique de l'œil du Chat, a confirmé la position du maximum de la visibilité spectrale de cet animal. Elle nous a permis également de déceler dans des conditions diurnes d'éclairement un dédoublement de l'onde *b*. Nous émettons l'hypothèse que l'onde b_1 correspondrait à l'onde *x* d'ARMINGTON.

6) Le Chat est capable de percevoir le rouge sur une base chromatique, et le rouge uniquement. Les autres radiations ne sont pas distinguées entre elles. Mais cette sensibilité aux grandes longueurs d'onde est très difficile à mettre en évidence et est très fugace. Ce fait semble indiquer que dans des conditions naturelles de vie, le Chat ne se sert pas de cette possibilité.

Le Chat discerne la région du spectre comprise entre 590 et 630 mμ. Il la perçoit comme une seule nuance. Deux longueurs d'onde différentes choisies dans cette zone, ne sont pas discernées l'une de l'autre.

7) Cependant, nous avons montré, que pour une longueur d'onde donnée, de cette région spectrale, le pourcentage de fixation mnémonique de la discrimination, reste le même quel que soit le signal qui lui est opposé, et cette consolidation augmente à mesure que l'on se rapproche des très grandes longueurs d'onde.

8) Si ces résultats semblent à première vue incompatibles avec le principe de la dualité rétinienne, nous avons néanmoins pu montrer que cette sensibilité discriminative du rouge devait être attribuée à la stimulation spécifique des cônes rétiniens, car elles ne se manifeste pas dans des conditions scotopiques d'éclairement.

9) Nous pensons pouvoir affirmer que cette discrimination entre les grandes longueurs d'onde et le reste du spectre, est fondée, non sur une dualité intrinsèque au système photopique, mais sur la banale dualité photopique-scotopique.

BIBLIOGRAPHIE

ABELSDORF. — Über Sehpurpur und Sehgelb. - Skandin. Arch., 1906, *18*.

ADRIAN (E.D.). — Rod and cone componants in the electric response of the eye. - J. Physiol., 1946, *105*, 24-37.

ARDEN (GB). et SILVER (P.H.). — The spectral sensitivity of the dark adapted grey squirrel *(Sciurus carolinensis leucotis)*. - J. Physiol. GB, 1961, *159*, 31 p.

ARDEN (G.B.) et SILVER (P.H.). - Visual thresholds and spectral sensitivities of the grey squirrel *(Sciurus carolinensis leucotis)*. - J. Physiol., 1962, *163*, 540-557.

ARDEN (GB) et TANSLEY (K). — The spectral sensitivity of the pure cone retina of the grey squirrel *(Sciurus carolinensis leucotis)*. - J. Physiol., 1955, *127*, 592-602.

ARDEN (G.B.) et TANSLEY (K.) - The spectral sensitivity of the pure cone retina of the souslik *(Citellus citellus)*. - J. Physiol., 1955, *130*, 225-232.

ARMINGTON (J.C.). — A component of the human electroretinogram associated with red color vision. - J. opt. Soc. Amer., 1952, *42*, 393-401.

AUTRUM (H). — Farbensehen der Wirbeltiere. - Tabulae Biologicae 1958, *22*, 33-42.

AUTRUM (H.). — Vergleichende Physiologie des Farbensehens. - Fortschritte der Zoologie, 1960, *12*, 176-205.

BARLOW (H.B.), FITZHUGH (R.) et KUFFLER (S.W.). - Dark adaptation, absolute threshold and Purkinje-shift in single units of the cat's retina. - J. Physiol., 1957, *137*, 327-337.

BAUMGARDT (F.). — Physiologie sensorielle et électrophysiologie ; accès complémentaires à la physiologie de la vision. - Actualités Neurophysiol., 1960, *2*, 285-297.

BAXTER (B.L.), RIESEN (A.H.). — Electroretinogram of the visually deprived cat. - Science U.S.A., 1961, *134*, 1626-1627.

BIRUKOV (G.). — Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und über die Sheschärfe des Grasfrosches *(Rana temporaria)*. - Z. f. vergl. Physiol., 1937, *25*, 92.

BISHOP (G.H.) et CLARE (M.H.). — Organization and distribution of fibers in the optic tract of the cat.- J. comp. Neurol., 1955, *103*, 269-304.

BISHOP (P.O.), JEREMY (D.) et LANCE (J.W.). — The optic nerve. Properties of a central tract. - J. Physiol., 1953, *121*, 415-432.

BISHOP (P.O.), KOZAK (W.) et WAKKUR (J.V.). — Some quantitative aspects of the cat's eye : axis and plane of reference, visual field co-ordinates and optic. - J. Physiol., 1962, *163*, 466-502.

BISHOP (P.O.), KOZAK (W.), LEVICK (W.R.) et WAKKUR (J.V.). — The determination of the projection of the visual field on the lateral geniculate nucleus in the cat. - J. Physiol. GB, 1962, *163*, 503-539.

BORNSCHEIN (H.). — Electrophysiologischer Nachweis einer I Retina bei einem Säuger *(Citellus citellus* L.) Naturwissensch., 1954, *41*, 435-436.

BORNSCHEIN (H.) et SZEGVARI (G.). — Flimmerretinographische Studie bei einem Säuger mit reiner Zapfennetzhaut *(Citellus citellus* L.). - Z. Biol., 1958, *110,* 285-290.

BREHN (A.E.). — Tierleben, Säugetiere. 2. Band, 1921, Leipzig.

BRIDGMAN (C.S.) et SMITH (K.U.). — The absolute threshold of vision in cat and man with observations on its relation to the optic cortex. - Amer. J. Physiol., 1942, *136,* 463-466.

BRINDLEY (G.S.). — Work on the ERG in visual problems of Colour, II, 507-528 (Her Majesty's Stationery Office, London England, 1958).

BRINDLEY (G.S.) et HAMASAKI (D.I.). — Evidence that the cat's electroretinogram is not influenced by impulses passing the eye along the optic nerve. - J. Physiol., GB, 1962, *163,* 558-565.

BROWN (K.T.) et WIESEL (T.W.). — Analysis of the intraretinal électroretinogram in the intact cat. eye. - J. Physiol., 1961, *158,* 229-256.

BROWN (K.T.) et WIESEL (T.W.). — Localization of origines of ERG components by intraretinal recording in intact cat eye. - J. Physiol., 1961, *158,* 257-280.

BROWN (K.T.) et WIESEL (T.W.). — Localization of electrical activity in the Cat retina. - J. Physiol., 1961, *158,* 281-295.

BRUESCH (C.R.) et AREY (J.H.). — The number of myelinated and unmyelinated fibers in the optic nerve of Vertebrates. - J. comp. Neurol., 1942, *77,* 631-665.

BUCHHOLTZ (Ch.). — Untersuchungen über das Farbensehen der Hauskatze. - Z. Tierpsychol., 1952, *9,* 462-470.

BUDDENBROCK (W.) von et FRIEDRICH (H.). — Neue Beobachtungen über die kompensatorischen Augenbewegungen und den Farbensinn der Taschenkrabben *(Carcinus maenas).* - Z. vergl. Physiol., 1933, *19,* 747.

CAIN (J.) et EXTREMET (J.). — Présentation critique d'une méthode d'apprentissage discriminatif à la couleur chez le rat albinos. - C.R. Soc. Biol., 1954, *148,* 115-117.

CHIEVITZ (J.H.). — Über das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbeltierklassen. - Arch. Anat. und Entwicklungsgeschichte, 1891, Leipzig, p. 326.

CLAYTON (K.N.). — Successful Performance by Cats on Several Color discrimination Problems. - Amer. Psychol., 1963, *18,* 417-423.

COHN (R.). — A contribution to the study of color vision in cat. - J. Neurophysiol., 1956, *19,* 416-423.

COHN (R.). — Laminar electrical responses in lateral geniculate body of the cat. - J. Neurophysiol., 1956, *19,* 317-324.

COLEMANN (R.B.) et HAMILTON (W.F.). — Color blindness in the rat. - J. comp. Psychol., 1933, *15,* 177-182.

COLVIN (S.S.) et BURFORD (C.C.). — The color perception of three dogs, a cat, and a squirrel. - Psychol. Rev. Monogr. Suppl., 1909, *11,* 1-48.

CRESCITELLI (F.R.). — The electroretinogram of the antelope squirrel. - Vision Research, 1961, *1,* 139-153.

DARTNALL (H.J.A.). — The visual pigments. - Methuen and Co Ltd., London, 1957.

DARTNALL (H.J.A.). — Visual pigment from a pure-cone retina. Nature (Londres), 1960, *188,* 475-479.

DAUMER (K.). — Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. - Z. vergl. Physiol., 1956, *38,* 413-478.

DETWILER (S.R.). — Studies on the retina. Observations on the rods of nocturnal mammals. - J. comp. Neurol., 1924, *37,* 481-489.

DODT (E.). — Vergleichende Untersuchungen über das adaptative Verhalten reiner Zapfennetzhäute : *Citellus citellus, Sciurus vulgaris.* - Pflügers Archiv., 1962, *275,* 561-573.

DODT (E.). — Über die Grundvoraussetzungen der Duplizitätslehre des Sehens. - Naturwissenschaften Dtsch., 1962, *49*, 530-533.

DODT (E.) et ELENIUS (V.). — Spektrale Sensitivität einzelner Elemente der Kaninchennetzhaut. - Pflügers Arch., 1956, *262*, 301-306.

DODT (E.) et ENROTH (C.H.). — Retinal flicker response in cat. Acta physiologica scandinavica, 1954, *30*, 375-390.

DODT (E.) et WALTHER (J.B.). — Photopic sensitivity mediated by visual purple. - Experientia, 1958, *14*, 142.

DODT (E.) et WALTHER (J.B.). — Netzhautsensitivität; Linsenabsorption und physikalische Lichtpenung. Der skotopische Dominator der Katze im sichtbaren und ultravioletten Spektralbereich. - Pflügers Arch., 1958, *266*, 167-174.

DODT (E.) et WALTHER (J.B.). — Der photopische Dominator im Flimmer-ERG der Katze. -Pflügers Arch., 1958 a, *266*, 175-186.

DODT (E.) et WIRTH (A.). — Differentiation between rods and cones by flicker electroretinography in pigeon and guinea pig. - Acta physiol. Scand., 1953, *30*, 80-89.

DONNER (K.O.). — The spectral sensitivity of vertebral retinal elements. - Nat. physic. Cab. Teddington Pap., 1957, *20*, 1-25.

DONNER (K.O.) et GRANIT (R.). — Scotopic dominator and state of visual purple in the retina. - Acta physiol. Scand., 1949, *17*, 161-169.

DÜCKER (G.). — Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden. - Zool. Beitr. N.F., 1957, *3*, 25-99.

FRANÇOIS (J.) et VERRIEST (G.). — Etat actuel de nos connaissances sur la vision colorée dans le règne animal. - Annales d'oculistique, 1957, *190*, 633-679.

GANSER (S.). — Zur Anatomie der Katzenretina. - Zeitschr. vergl. Augenheilkunde, 1882, *2*, 139-140.

GLEES (P.). — The termination of optic fibers on the lateral geniculate body of the cat. - J. Anat., 1941, *75*, 434-440.

GRANIT (R.). — The spectral properties of the visual receptors of the cat. - Acta physiol. Scand., 1943, *5*, 219-229.

GRANIT (R.). — Sensory mechanisms of the retina, 1947, London, Oxford, Univ. Press.

GRANIT (R.). — The mamalian colour modulator. - J. Neurophysiol., 1948, *11*, 253-260.

GRANIT (R.) et WIRTH (A.). — A scotopic « blue shift » obtained by electrical measurements of flicker resonance. - J. Physiol., 1953, *122*, 386-398.

GREGG (F.M.), JAMISON (E.), WILKE (R.) et RADINSKY (Th.). — Are dogs, cats and racoons colorblind ? - J. comp. Psychol., 1929, *9*, 379-395.

GRETHER (W.F.). — Chimpanzee color vision. - J. comp. Psychol., 1940, *29*, 167.

GRZIMECK (B.). — Versuche über das Farbensehen von Pflanzessern. I. Das farbige Sehen und die Sehschärfe von Pferden. - Z. Tierpsychol., 1952, *9*, 23-29.

GÜNTER (R.). — The absolute threshold for vision in the cat. - J. Physiol., 1951, *114*, 8-15.

GÜNTER (R.). — The spectral sensitivity of darkadapted cats. - J. Physiol., 1952, *118*, 395-404.

GÜNTER (R.). — The spectral sensitivity of light adapted cats. - J. Physiol., 1954, *123*, 409-415.

GÜNTER (R.). — The discrimination between lights of different wave-lengths in the cat. - J. comp. Physiol. Psychol., 1954, *47*, 169-172.

HAMILTON (W.F.). — A direct method of testing color vision in lower animals. - Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A.), 1922, *8*, 350-353.

HENSCHEN (S.E.). — Mémoire sur la base anatomique de la vision mono- et binoculaire. Remarques critiques à propos de la nouvelle hypothèse de R. BARANY. - Trav. Lab. Rech. Biol., Madrid, 1925, *23*, 217.

HENSCHEN (S.E.). — Über spezifische Lichtsinn und Farbensinnzellen im Gehirn. - Acta Psychiat. et Neurol., 1931, *6*, 347-358.

HOPKINS (A.E.). — Experiments on color vision in mice in relation to the duplicity theory. - Zeitschr. vergl. Physiol., 1927, *6*, 299-344.

HOPKINS (A.E.). — Vision in mice with « rodless » retinae. - Zeitschr. vergl. Physiol. 1927, *6*, 345.

INGVAR (D.H.). — Spectral sensitivity as mesured in cerebral visual centers. - Acta physiol. Scand., 1959, Suppl., *159*, 1-105.

KARLI (P.). — Sur la structure de la rétine du Spermophile *(Citellus citellus* L.). - C. R. Soc. Biol., 1951, *145*, 1376.

KARLI (P.). — Rétines sans cellules visuelles. Recherches morphologiques et physiopathologiques chez les Rongeurs. - Thèse, Fac. Méd. Strasbourg, 1952.

KEELER (C.R.). — Absence héréditaire des bâtonnets chez la souris *(Mus musculus)*. - Etude histologique. Mém. Soc. Zool. France, 1927, *28*, 48.

KNOOP (I.). — Untersuchungen über das Farben- und Formsehen bei Goldhamstern *(Messocricetus auratus* Water h.) mit Hilfe der Dressurmethode. - Zool. Beitr., 1954, *1*, 219-239.

KOLMER (W.). — Die Netzhaut. - Handb. der mikroskopischen Anat. des Menschen (Möllendorf), 1936, *3* Haut und Sinnesorgane, Zweiter Teil, Auge, 295-466.

KOLOSVARY (G.). — A study of color vision in the mouse *(Mus musculus)* and the souslik *(Citellus citellus* L.). - J. Genet. Psychol., 1934, *44*, 473-477.

KRAUSE (W.). — Die Retina. - Inter. Monatschrift f. Anat. und Physiol., 1891, *8*, 414-415.

KRECHEWSKY (I.). — « Hypotheses » versus « chance » in the presolution period in sensory discrimination learning. - Univ. Calif. Publ. Psychol., 1932, *6*.

LASHLEY (K.S.). — The mechanism of vision. I. A method for rapid analysis of pattern vision in the rat. - J. Genet. Psychol., 1930, *37*, 453-460.

LEACH (E.H.), MARRIOT (F.H.C.) et MORRIS) (V.B.). — The distances between rods in the cat's retina. J. Physiol., 1961, *137*.

LE GRAND (Y.). — Optique physiologique. - Tome 2, Edit. la Revue d'optique, Paris, 1956.

LENNOX (M.A.). — Geniculate and cortical responses to colored lightflash in the cat. - J. Neurophysiol., 1956, *19*, 271-279.

LENNOX (M.A.) et MADSEN (A.). — Cortical and retinal responses to colored light flash in anesthetised cat. - J. Neurophysiol., 1955, *18*, 412-424.

MELLO (N.K.) et PETERSON (N.J.). — Behavioral evidence for color discrimination in cat. - J. Neurophysiol., 1964, *27*, 323-333.

MENNER (E.). — Zapfen in der Retina der Maus. - Zellforsch., 1930, *11*, 53.

MEYER - OEHME (D.). — Dressurversuche an Eichhörnchen zur Frage ihres Helligkeits- und Farbensehens. - Z. Tierpsychol., 1957, *14*, 473-509.

MEYER (D.R.), MILES (R.C.) et RATOOSH (P.). — Absence of color vision in cat. - J. Neurophysiol., 1954, *17*, 289-294.

MILES (R.C.), RATOOSH (P.) et MEYER (D.R.). — Absence of color vision in the guinea pig. - J. Neurophysiol., 1956, *19*, 254-258.

MOTOKAWA (K.), IWANA (K.) et EBE (M.). — Retinal color processes in cats. - Jap. J. Physiol., 1952, *2*, 198-207.

MOTOKAWA (.), OIKAWA (T.) et TASAKI (K.). — Receptor potential of vertebrate retina. - J. Neurophysiol., 1957, *20*, 186-199.

MUENZINGER (K.F.) et REYNOLDS (H.E.). — Color vision in white rats. I. Sensitivity to red. - J. Genet. Psychol., 1936, *48*, 58-71.

MUNN (N.L.) et COLLINS (M.). — Discrimination of red by white rats. - J. Gent. Psychol., 1936, *48*, 72-87.

MURR (E.). — Zur besseren Unterscheidung von Stäbchen und Zapfen in der Retina der Wirbeltiere. - Z. Zellforsch. und Mikroskopische Anat., 1930, *10*, 386-393.

O'LEARY (J.L.). — Structure of the area striata of the cat. - J. comp. Neurol., 1941, *75*, 131-164.

PIERON (H.). — Le mécanisme de la vision des couleurs. - Sciences, 1943, *43*, 265.

PIERON (H.). — Où en est-on dans l'interprétation de l'électrorétinogramme ?. - L'Année Psychol., 1962, *1*, 65-69.

POLYAK (St.). — The vertebrate visual system. - Edit. by H. Klüber, Chicago, Univ. of Chicago Press, 1957.

RAMON Y CAJAL (S.). — Histologie du système nerveux de l'Homme et des Vertébrés. - Paris, 1909, Madrid 1955.

RAMON Y CAJAL (S.). — Studien über die Sehrinde der Katze. - J. f. Psychol. u. Neurol., 1923, *29*, 161-181.

RASCH (E.), SWIFT (H.), RIESEN (A.H.) et CHOW (K.L.). — Altered structure and composition of retinal cells in dark reared mammals. - Experimental Cell Res., 1961, *25*, 345-363.

REJMOV (R.). — Etude de la vision des couleurs du Spermophile, *Citellus pygmaeus* Pall., (En russe). - C.R. Acad. Sci. de l'U.R.S.S., 1957, *114*, 223-225.

ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Les yeux et la vision des Vertébrés. - 1943, Paris, Masson et Cie Editeurs.

RUSHTON (W.A.H.). — Apparatus for analysing the light reflected from the eye of the cat. - J. Physiol., 1952, *117*.

SÄLZLE (K.). — Untersuchungen über das Farbsehvermögen von Opossum, Waldmäusen, Rötelmäusen und Eichhörnchen. - Z. Säugetierkunde, 1936, *11*, 105-148.

SCHULZE (M.). — Zur Anatomie und Physiologie der Retina. - Archiv. f. mikr. Anat., 1866, *2*, 165.

SECHZER (J.A.) et BROWN (J.L.). — Color discrimination in the cat. - Science, 1964, *144*, 427-429.

SGONINA (K.). — Über das Farben- und Helligkeitssehen des Meerschweinchens. - Z. wissensch. Zool., 1936, *148*, 350-363.

SJÖSTRAND (F.S.). — The ultrastructure of the retinal receptors of the vertebrate eye. Erg. Biol., 1959, *21*, 128-160.

SLONAKER (J.R.). — A comparative study of the area of acute vision in vertebrates. - J. Morphol., 1897, *13*, 445-494.

SOLNITZKY (O.) et HARMAN (P.J.). — A comparative study of the central and peripheral sectors of the visual cortex in Primates, with observations on the lateral geniculate body. - J. comp. Neurol., 1946, *85*, 313-419.

SVAETICHIN (G.). — Studies on the vertebrate ERG. - In honour of R. y Cajal, 1953, 601-610.

SZYMANSKI (J.S.). — Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen. - Z. allg. Physiol., 1920, *18*. - cité par CLAPAREDE, « le sommeil et la veille » dans « Nouveau Traité de DUMAS » t. 4.

TANSLEY (K.). — Hereditary degeneration of the mouse retina. - Brit. J. Opht., 1951, *35*, 573.

TANSLEY (K.). — Comparative anatomy of the mammalian retina with respect to the electroretinographic response to light. - in SMELSEN, The structure of the eye, 1961, 193-206.

TANSLEY (K.), COPENHAVER (R. H.) et GUNKEL (R.D.). — Spectral sensitivity curves of diurnal squirrels. - Vision Res., 1961, *1*, 154-165.

THIEULIN (G.). — Recherches sur le globe oculaire et sur la Vision du chat et du chien. - Thèse, Paris, Méd. Vét., 1927.

TRENDELENBURG (W.) et SCHMIDT (I.). — Untersuchungen über das Farbensystem der Affen (Spektrale Unterschiedsempfindlichkeit und spektrale Farbenmischung bei Helladaptation). - Z. vergl. Physiol., 1930, *12*, 249-278.

TRINCKER (D.) et BERNDT (D.). — Optomotorische Reaktionen und Farbensinn beim Meerschweinchen. - Z. vergl. Physiol. 1957, *39*, 607-623.

VIAUD (G.). — La vision chromatique chez les animaux (sauf les Insectes). - Proc. of an Intern. Symposium of the Fundamental Mechanisms of the Chromatic Discrimination. - Pergamon Press, Londres, 1960, 41-57.

VILTER (V.). — Histologie et activité électrique de la rétine d'un mammifère strictement diurne, le Spermophile (Citellus citellus). - C.R. Soc. Biol., Paris, 1954, *158*, 1767-1770.

VOSS (J.C.) de et GANSON (R.). — Color blindness of cat. J. an. Behav. 1915, *5*, 115-131.

WALD (G.). — The biochemistry of vision. - Ann. Rev. Biochem., 1953, *22*, 497-526.

WALLS (G.L.) - The vertebrate eye. - Cranbook Inst. Sci. Bull., Michigan, 1942.

WALLS (G.L.). — The lateral geniculate nucleus and visual histophysiology. - Univ. Calif. Publ. in Psychol., 1953, *9*, 1-100.

WALTON (W.E.) et BORNEMEYER (W.). — Color discrimination in rats. - J. comp. Psychol., 1939, *28*, 417-436.

WATSON (J.B.) et WATSON (M.I.). — A study of the response of rodents to monochromatic lights. - J. an. Behav., 1913, *3*, 1-4.

WAUGHT (K.T.). — The role of vision in the mental life of the mouse. - J. comp. Neurol., 1910, *20*, 549.

WEALE (R.A.). — Photochemical reactions in the living cat's retina. - J. Physiol., 1953, *121*, 322-331.

WEALE (R.A.). — Light absorption in the cristalline lens of the cat. - Nature, 1954, *173*, 1049-1050.

WEALE (R.A.).— In ARDEN (G.B.) and TANSLEY (K.) : The spectral sensitivity of the pure-cone retina of the grey squirrel *(Sciurus carolinensis leucotis)*. - J. Physiol., 1955, *127*, 592-602.

WILLMER (E.N.). — A physiological basis for human color vision in the central fovea. - Docum. opht., 1955, *9*, 235-313.

WIRTH (A.). — Electroretinographic evaluation of the scotopic visibility function in cats and albino rabbits. - Act. physiol. Scand., 1953, *29*, 22-30.

ZÜRN (J.). — Rétine et area centrale des animaux domestiques. - Arch. Anat. u. Physiol., 1902, Suppl.

Table des matières

Page

INTRODUCTION GENERALE 9

CHAPITRE I :

Recherches sur la sensibilité visuelle aux lumières spectrales : du spermophile, de la souris, du chat 15

CHAPITRE II :

Méthodes et techniques 25

CHAPITRE III :

Etude de la sensibilité spectrale et de la vision discriminative de citellus 31

A. — *Etablissement de la courbe de sensibilité spectrale* 31

B. — *Vision discriminative des couleurs : mise en évidence et modalités* 34

CHAPITRE IV :

La souris 43

A. — *Courbe de sensibilité spectrale* 43

B. — *Le problème de la vision chromatique de la souris blanche* 47

C. — *La souris entièrement dépourvue de photorécepteurs* 50

CHAPITRE V :

Sensibilité spectrale et vision discriminative des couleurs chez le chat 53

Etablissement de la courbe de sensibilité spectrale 53

Mise en évidence et modalités de la vision des couleurs 60

Mécanisme de la vision du rouge 68

Acuite visuelle du chat 70

Données histologiques 74

Signification biologique de la lumière pour le chat 78

CONCLUSIONS 86

BIBLIOGRAPHIE 89

ICAL - STRASBOURG